MBL/WHOI
0 0301 0064468 8

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen

des

THIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

Dritter Band. Supplement.

Tunicata (Manteltiere).

Bearbeitet von

Dr. Osw. Seeliger,
Professor in Rostock.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

31., 32., 33., 34., 35. u. 36. Lieferung.

Leipzig.
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1902.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY MASS.

lichkeit zur Anschauung bringen. Dass auch Drüsenzellen vorkommen, soll nicht in Abrede gestellt werden, doch dürfte wohl stets der Mitteldarm als secretorischer und verdauender Abschnitt neben dem Magen nur von ganz untergeordneter Bedeutung sein.

4. Der Enddarm.

Der Enddarm stellt stets ein schlauchförmiges Organ dar, das fast immer jeden anderen Darmabschnitt beträchtlich an Länge übertrifft und den aufsteigenden Schenkel der Darmschleife entweder in seiner ganzen Ausdehnung oder doch zum grössten Theil bildet. Er verläuft entweder gerade nach vorn oder liegt mehr horizontal. In beiden Fällen, und ganz besonders in dem letzteren, kann er einen geschlängelten Verlauf zeigen und oft sehr umfangreiche Ein- und Ausbiegungen aufweisen. Aus der eingangs dieses Kapitels gegebenen allgemeinen Darstellung der Form der Darmschleife lässt sich das Wichtigste über den Verlauf des Enddarmes bereits entnehmen.

Wenngleich im Enddarm äusserlich scharf getrennte Abschnitte in der Regel nicht vorkommen, so müssen doch drei verschiedene Regionen aus einander gehalten werden: der Anfangstheil, das Mittelstück und der Endtheil oder das Rectum.*)

Der Anfangstheil geht entweder ohne scharfe Grenze ganz allmählich in den Mitteldarm über, oder er ist kolbenförmig erweitert und umgreift mit seinem trichterförmig eingestülpten Vorderende das Endstück des Mitteldarms (siehe oben p. 464). Der Rand des Trichters ist dann häufig nicht glatt, sondern gelappt und selbst krausenartig gefaltet (Fig. 13, Taf. XXI). Bezüglich der Form der Krause resp. der Zahl der Lappen finden sich nicht unerhebliche individuelle Unterschiede.

Das Mittelstück ist das weitaus umfangreichste und kann geradezu als Enddarm im engeren Sinne bezeichnet werden. Selten ist es an allen Stellen vollkommen gleich weit, zumeist verjüngt es sich ein wenig nach dem analen Ende zu. Es können aber in ihm auch blasenförmige Erweiterungen und blindsackförmige Ausstülpungen auftreten, die in Bezug auf ihre Zahl, Grösse und Stellung recht bedeutende Mannigfaltigkeiten aufweisen. Bei *Culeolus Murrayi* liegt ziemlich am Anfang des aufsteigenden Astes eine recht ansehnliche blindsackförmige Ausstülpung, deren Bedeutung ganz unbekannt ist (Fig. 19, Taf. XXI). Herdman glaubt an die Möglichkeit, dass es sich hierbei nur um eine individuelle Abnormität handeln möchte, doch ist dem gegenüber zu bedenken, dass ähnliche Bildungen auch bei anderen Formen vorkommen. So findet sich z. B. in Herdman's (1886) Zeichnung des Darms der *Goodsiria placenta* an einer ähnlichen Stelle ein ähnliches Coecum. Im Text ist allerdings davon nichts erwähnt, aber die Abbildung

*) Es ist oben (p. 446) bereits darauf hingewiesen worden, dass von manchen Autoren (Maurice) der ganze Enddarm als Rectum bezeichnet wird.

23838

ist doch so klar, dass das betreffende Organ kaum auf die besonders erwähnte blasenförmige Erweiterung des Canals der darmumspinnenden Drüse bezogen werden kann. Zu enormem Umfang schwillt bei *Ascidia canaliculata* Heller ein Blindsack des Enddarmes an; er liegt da, wo die Intestinalschleife nach vorn umbiegt und zum Rectum wird (siehe Fig. 7, Taf. XXI). Doch ist zu bemerken, dass diese Bildung nur Sluiter (1898) erwähnt, während sie Heller (1878) nicht gekannt zu haben scheint.

Verschieden von diesen Blindsäcken sind blasenförmige Erweiterungen, die im Verlaufe des Enddarmschlauches selbst auftreten und durch tiefe, ringförmige Einschnürungen von einander getrennt werden. Bei *Heterotrema Sarasinorum* bildet Fiedler mehr als ein halbes Dutzend solcher grossen Erweiterungen ab; bei *Aplidium leucophaeum* Herd. sind nur wenige ganz unregelmässige Anschwellungen vorhanden. Es ist aber hier und in zahlreichen anderen Fällen sehr schwer, oft überhaupt kaum möglich, aus den Darstellungen der Autoren mit Sicherheit zu entnehmen, ob es sich nur um zufällige vorübergehende, durch den Füllungszustand des Darms und Contractionen der Leibesmuskulatur hervorgerufene Erscheinungen oder um eine feste Organisationseigenthümlichkeit handelt. Dass in der That an solchen Stellen, an denen die Kothballen sich ansammeln, eine Erweiterung des Darmlumens eintritt, kann man leicht feststellen (vgl. Fig. 13 u. 18, Taf. XXI für das Rectum).

Seichtere, in allen beliebigen Richtungen auftretende Runzeln, Furchen und Falten finden sich fast überall; von besonderer Bedeutung sind aber nur die lang ausgezogenen, tief einschneidenden Längsfurchen. Sehr häufig, bei einfachen und zusammengesetzten Ascidien, begegnet man einer gerade oder auch spiralig verlaufenden, durch die ganze Länge dieses Darmabschnittes sich erstreckenden, besonders tiefen Einfaltung, die als Typhlosolis des Intestinums bezeichnet wird (Fig. 8, Taf. XXII) und in der gewöhnlich grössere Blutstämme verlaufen (mehrere Styelinen, *Ascidia* und viele andere). Wo ein besonderer Mitteldarm fehlt, kann die die Typhlosole bildende Intestinalfalte vom Magen ausgehen resp. sich in diesen fortsetzen, nach der anderen Seite aber bis zum Anus reichen (siehe Textfigur 111, p. 457). Zuweilen erlangt die Typhlosolis eine so bedeutende Tiefe, dass der Enddarm wie in zwei neben einander verlaufende Theile gespalten erscheint. Das dürfte auch bei *Circinalium concrescens* der Fall sein, und auf diese Weise möchte es sich vielleicht erklären, wenn Drasche (1883) für diese Ascidie ausführt: „der Enddarm wird auf einer kurzen Strecke von einem Nebendarm begleitet, dessen Lumen mit dem ersteren in Verbindung steht". Neben dieser Typhlosole, zumeist aber da, wo sie fehlt, können noch andere seichtere und beträchtlich schmälere Längsfalten vorkommen, die gewöhnlich jener parallel laufen oder auch spiralig den Darm umziehen und häufig ebenfalls eine ansehnliche Länge erreichen. Zuweilen tritt an der Innenseite der Intestinalwand neben den Falten noch eine besondere Furche hervor,

die von zwei dicht neben einander verlaufenden Längsfalten begrenzt wird und als Intestinalfurche zu bezeichnen ist (Textfigur 111*B*).

Bezüglich der Ausbildung der Typhlosole scheinen nicht unerhebliche individuelle Unterschiede vorzukommen, denn die Rinne variirt sowohl in der Breite als in der Tiefe. Bei *Ciona intestinalis* habe ich überdies, wenn die Einfaltung nur sehr flach war, gewissermaassen die Stelle der Typhlosole vertretend, zahlreiche seichtere, schräge Längsfalten angetroffen. Aehnlich dürfte es sich auch bei *Goodsiria placenta* var. *fusca* verhalten, und bei *Goodsiria coccinea* scheinen spiralige und schräge Faltungen am Enddarm fast ausschliesslich vorzukommen.

Ein besonderes Rectum kann eigentlich nur da angenommen werden, wo der Endabschnitt des Enddarms in scharfem Winkel umknickt oder in irgend einer Weise sich verändert erweist. Die eben erwähnten Faltungen des Intestinums erstrecken sich nur selten bis in das Rectum hinein, doch können in diesem selbstständige Runzelungen und Faltungen von meist unregelmässigem Verlauf sich entwickeln. Häufig ist aber auch das Rectum ganz glattwandig und zwar besonders dann, wenn in ihm mächtige Fäcesballen sich angesammelt und das Lumen erweitert haben (siehe Fig. 13, Taf. XXI).

Ein besonderes Interesse beansprucht die Region des Anus. Häufig schwillt hier das Rectum zu einem Bulbus analis (bulbe anal Lacaze-Duthiers') an, der mit weiter Oeffnung in die Cloakenhöhle mündet. (Viele Molguliden.) Zumeist dringt das Analende ziemlich weit in die Cloakenhöhle ein und stülpt dabei die äussere Peribranchialwand mit ein, indem es von dieser dicht umschlossen wird (siehe Fig. 13 u. 18, Taf. XXI). Französische Autoren haben diesen in den Cloakenraum hineinragenden Endabschnitt des Darmes „pavillon anal" genannt; zuweilen ist er becherförmig erweitert und überdies histologisch dadurch vom Enddarm unterschieden, dass die Flimmerbekleidung im Lumen fehlt (*Fragaroides aurantiacum* nach Maurice). In der Regel ist aber die Anusöffnung nicht weiter als das Lumen des Enddarms, oft ist sie sogar so eng, dass eine beträchtliche Erweiterung eintreten muss, wenn die Fäces in die Cloakenhöhle ausgestossen werden (*Perophora*, Fig. 13 u. 18, Taf. XXI). Am Anus befinden sich daher besondere Muskeln, die die Regulirung der Afterweite besorgen.

Da, wo der Anus nur eng ist, ist sein Rand in der Regel auch glatt, wo er sich beträchtlich erweitert zeigt, ist er zumeist gefranzt oder gelappt. Abgesehen von gewissen individuellen Verschiedenheiten, ist die Form des Anusrandes ein wichtiges, oft charakteristisches Merkmal, denn Zahl, Grösse, Form und Anordnung der Lappen und Franzen ermöglichen eine grosse Mannigfaltigkeit. Sind die Lappen verhältnissmässig gross und regelmässig gestellt, so spricht man von einer Analrosette; bei *Styela aggregata* z. B. findet sich eine 9blätterige Rosette, doch ist es mir einigermaassen zweifelhaft, ob wirklich die Zahl der Lappen ein constantes Artmerkmal bedeutet. Häufig sind die Lobi verschieden gross und un-

gleichmässig angeordnet (*Leptoclinum structum* Gottschaldt), oder sie sind nur so wenig zahlreich (*Heterotrema*), dass nur eine sehr unvollkommene oder einfache Rosette gebildet erscheint. Zuweilen, besonders wenn der Anus schlitzförmig ist, ist sein Rand lippenförmig gestaltet (*Stomatropa villosa*); manchmal kommt aber dann nur auf einer Seite ein lippenartig vorspringender Wulst zur Entwickelung, während die andere glatt abgeschnitten endigt (*Molgula siphonalis*). Bei *Ctenicella rugosa* wird die Lippe von einem länglichrunden, zungenförmigen Fortsatz vertreten. Bei anderen Arten trägt der Anusrand statt der breiten Lappen schlankere Franzen (*Polycarpa pedata*), oder er erscheint gezähnt (*Styela rustica* mit 10 Analzähnen). Complicirter gestaltet er sich, wenn gleichzeitig Zähne und Lappen auftreten; so finden sich z. B. am Rande des schlitzförmigen Anus bei *Cynthia arctica* aussen zwei grosse lappige Ausbuchtungen, innen 12—15 stumpfe Zähnchen (Hartmeyer).

Der histologische Bau der Enddarmwandung ist sehr einfach. An allen Stellen findet sich ein durchaus einschichtiges Flimmerepithel. In der dem Mitteldarm benachbarten Region ist die Wand gewöhnlich dicker, und die Zellen sind hohe Cylinderzellen; gegen den Anus zu nimmt die Wanddicke allmählich ab, die Zellen werden cubisch oder bleiben cylindrisch, sind dann aber bedeutend kleiner als im Anfangstheil. Im Umkreise des Anus ändert sich, wie oben bereits für *Fragaroides* erwähnt worden ist, manchmal plötzlich der histologische Charakter der Wand, indem hier die Flimmern fehlen, die Zellen überdies etwas niedriger werden können. Es ist vielleicht dieses Verhalten darauf zurückzuführen, dass bei manchen Arten dem entodermalen Enddarm eine kurze Ausstülpung des ektodermalen Cloakenepithels entgegenwächst, um den ganzen inneren Anusrand auszukleiden. Doch könnte ein solcher Vorgang nicht allgemein bei allen Ascidien auftreten, da mehrfach die entodermale Natur des gesammten Darmtractus bis zum Anusrand nachgewiesen worden ist.

Ein ganz eigenartiges histologisches Verhalten findet sich nach den Beobachtungen von Pizon (1898) bei *Stomatropa villosa*. Aeusserlich erscheint das ganze Intestinum vollständig glatt, im Inneren aber soll die Intestinalwand in zahlreiche fahlgelb gefärbte Drüsenfalten vorspringen, die in der Längsrichtung verlaufen und an die Längsfalten des Magens erinnern; nur im Rectum fehlen diese Drüsen vollständig. Die physiologische Bedeutung dieser drüsigen Differenzirungen im Intestinum ist unbekannt.

5. Die Leber.

Die ersten Stadien zur Differenzirung einer besonderen Leberdrüse haben wir bereits oben (p. 458) bei der Beschreibung der Magenwand kennen gelernt. Es handelte sich dort aber noch nicht um räumlich vom Magen scharf abgegrenzte, selbstständig hervortretende Organe. Während im einfachsten Fall der noch ganz einheitlich und gleichartig gestaltete

Magen in allen seinen Theilen die Functionen der Leber und des Magens gleichzeitig erfüllt, trat mit beginnender Faltung und Blindsackbildung eine Sonderung in der Art ein, dass die sich bildenden Ausstülpungen vornehmlich wie Leberdrüsen thätig waren. Zu einer höheren Vollkommenheit gelangt die Bildung bei Cynthideen und Molguliden, und es entstehen hier bei zahlreichen Arten vom Magen und von den anderen Abschnitten des Darmes deutlich gesonderte selbstständige Drüsencomplexe. In beiden Familien tritt uns das Organ auf verschieden weit vorgeschrittenen Ausbildungsstufen entgegen, und da es bei manchen Formen noch fehlt, ohne dass ein Grund zu einer etwaigen Rückbildung erkennbar wäre, erscheint die Annahme gerechtfertigt, dass die Leber in beiden Familien unabhängig zu einem selbstständigen Organ sich entwickelt hätte.

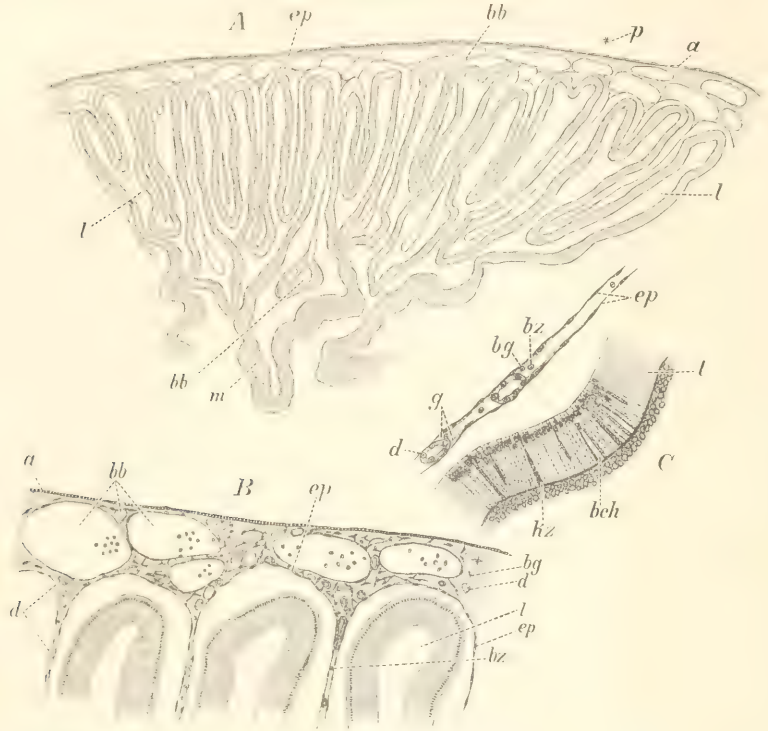
Das hier zu behandelnde Organ wurde schon zu Ende des 18. Jahrhunderts von mehreren Forschern gesehen, aber in einer für den damaligen Stand der Wissenschaft befriedigenden Weise doch erst später von Savigny für eine Anzahl Cynthien beschrieben und abgebildet. Seither ist die Leber der Cynthien und Molguliden zu wiederholten Malen untersucht worden, besonders von R. Hertwig, Lacaze-Duthiers, Delage und Pizon, aber nichtsdestoweniger sind noch immer die bis jetzt vorliegenden Angaben namentlich über den feineren Bau nicht ausreichend, um darnach eine befriedigende vergleichende Darstellung hier geben zu können. Im Besonderen lässt sich nicht entnehmen, ob durchgreifende Unterschiede im Bau der Leber bei Molguliden und Cynthien vorhanden sind, oder ob nach dem Princip der convergenten Züchtung in beiden Familien eine völlig übereinstimmende Endform erreicht wurde.

a) Unter den drei grossen Gruppen der Cynthideen, die gewöhnlich die Systematiker unterscheiden, scheint nur den Styelinen ein besonderes Leberorgan vollkommen zu fehlen*). Dagegen finden sich hier die oben (p. 456) beschriebenen tiefen Furchungen der Magenwand, die als der Beginn der Differenzirung einer Leber betrachtet und von manchen auch als Leberfalten bezeichnet werden. Im Gegensatz und zwar, wie Lacaze-Duthiers und Delage betonen, im durchgreifenden Gegensatz dazu kommt bei den Cynthiinen stets eine am Magen äusserlich hervortretende Leber zur Entwicklung, während die Magenfalten ganz fehlen oder weniger vollkommen ausgebildet sind und bei der Ausdehnung des Magenlumens gänzlich schwinden können. Unter den Bolteniinen kann eine Leber vorkommen oder auch fehlen, und zwar verhalten sich selbst die verschiedenen Arten einer Gattung verschieden. Bei *Culeolus Murrayi* z. B. und *C. recumbens* kommen besondere äussere Leberlappen vor, bei *C. perlucidus* fehlen sie.

*) Bonnevie (1896) erwähnt allerdings, dass das Fehlen der Leber kein Merkmal selbst der Gattung *Styela* sei, denn bei der nordischen, aus grösserer Tiefe stammenden *Styela uniplicata* fände sich am Magen ein Leberanhang vor. Doch ergiebt die Betrachtung der Abbildungen, dass die Verfasserin zweifellos das Pyloruscoecum für eine echte Leberdrüse gehalten hat.

Aus dem Verhalten der Styelinen einerseits, der Cynthiinen andererseits ergiebt sich der Schluss als naheliegend, dass die Leber aller Cynthideen aus eigenartig umgewandelten Magenfalten hervorgegangen sei. In der That zeigt uns die vergleichend anatomische Betrachtung noch Zwischenstadien. Bei *Culeolus recumbens* beobachtet man drei lappen-

Fig. 113.



Querschnitte durch die Leber von *Cynthia dura* (?) Heller. *A* = Schnitt durch ein Stück des inneren Leberlappens. $^{40}/_{1}$. *B* = die Region der Blindenden von drei Leberschläuchen stärker vergrössert. $^{144}/_{1}$. *C* = Stück aus der Leberwand stärker vergrössert. $^{325}/_{1}$. *a* = äussere Wand des Peribranchialraums, Magen und Leber bedeckend; *bb* = Blutbahnen; *bch* = Becherzellen in der Leberwand; *bg* = Bindegewebszellen; *bz* = Blutzellen; *d* = darmumspinnende Drüse; *ep* = Plattenepithel, Magen und Leber überziehend; *g* = Bindegewebsgallerte; *kz* = Körnchenzellen in der Leberwand; *l* = Leberschläuche; *m* = Magen; *p* = Peribranchialraum.

oder taschenförmige, mit weiter Oeffnung mit der Magenhöhle communicirende Ausstülpungen, die als umgebildete Magenfalten aufgefasst werden können. Sie tragen an ihren blinden Enden zahlreiche kleine, papillenförmige Fortsätze und Erhebungen, ähnlich denen, die wir besonders bei manchen Synascidien beobachteten und von ursprünglichen Längsfalten ableiteten (siehe oben p. 461). Auch bei *Culeolus* entwickeln sich diese kleinen Erhebungen an der Peripherie der Magenfalten im Zusammenhang mit der bereits eingetretenen Umbildung der basalen Theile zu den Lebertaschen. Weiter vorgeschritten ist die Leberbildung bei *Culeolus*

Murrayi. Die Zahl der unregelmässigen Lappen- und Taschenfortsätze ist beträchtlich grösser, und alle sind mit rundlichen Papillen besetzt. Die zahlreichen Leberläppchen stehen auch hier noch mit dem Magen in weiter Verbindung. Am vollkommensten entwickelt ist das Organ in den Gattungen *Cynthia* und *Microcosmus*, aber auch hier lassen sich noch verschiedene Ausbildungsstufen erkennen.

Häufig erinnern die einzelnen, die Leber zusammensetzenden Theile noch auffallend an die einfachen Darmlängsfaltungen, wie sie oben unter anderen auch für die Styelinen beschrieben worden sind, indem es noch nicht zur Ausbildung von echten Schläuchen kommt. Das ist z. B. bei *Cynthia dura* (?) der Fall (Textfigur 113). Hier erheben sich zahlreiche sehr langgestreckte, aber ganz platt gedrückte Falten sehr hoch über die Magenoberfläche, in ähnlicher Weise, wie etwa die Tracheenlungen oder Fächertracheen der Spinnen den Stigmen aufsitzen. Nur spalten sich vielfach die freien Faltenenden der Länge nach, um 2 parallele Lebertaschen zu bilden. Neben diesen langen, blattförmigen Lebertaschen können vereinzelte mehr oder minder schlauchähnliche Ausstülpungen auftreten.

Andere Cynthien scheinen ausschliesslich typische Leberschläuche und nicht mehr blattähnliche Faltungen zu erzeugen.

Bei *Cynthia echinata* sind sehr zahlreiche Drüsenschläuche vorhanden, die gar nicht oder nur sehr wenig verzweigt sind und alle gesondert in den Magen einmünden. Bei *Microcosmus* (*vulgaris?*) sind immer eine Anzahl verzweigter Schläuche zu einer Gruppe vereinigt und münden durch einen gemeinsamen Ausführungsgang in den Magen (Hertwig), und ähnlich verhält es sich auch bei mehreren anderen Cynthien. Sind die Schläuche ansehnlich lang und die Ausführungsgänge verhältnissmässig nur wenig zahlreich, so erscheint die Leber wie ein durchaus selbstständiges, dem Magen aufgelagertes Organ, das sich auf grösseren Strecken leicht abpräpariren lässt.

Zumeist liegen sämmtliche Leberschläuche dicht neben einander, so dass die ganze Leber einheitlich ungetheilt erscheint. Sie kann den Magen allseitig, öfters aber nur halbkreisförmig umgeben, oder sie ist ihm nur wie ein Streifen angelagert. In der Regel ist sie vorn und hinten nicht gleich stark ausgebildet, zuweilen sitzt sie fast ausschliesslich am hinteren Magentheil. Häufig ist die Leber in zwei oder mehrere Lappen getheilt. Im einfachsten Fall ist die Theilung nur sehr unvollkommen, und die Abschnitte sind mit einander noch deutlich verbunden; so ist z. B. bei *Cynthia arctica* ein vorderer und hinterer Lappen der ansehnlichen Leber zu unterscheiden. Bei *Microcosmus spinosus* sind die beiden Lappen bereits getrennt, liegen aber noch dicht neben einander: bei *Cynthia morus* sind zwei vollständig getrennte, ziemlich weit von einander entfernte Leberstücke zu unterscheiden, von denen das kleinere vordere dicht beim Oesophagus liegt, das grössere hintere selbst wieder tief eingeschnitten und 4—5fach gelappt erscheint.

Die Grösse der Leber ist oft sehr bedeutend. Zumeist ist das Organ, wo es überhaupt vorkommt, mit blossem Auge sofort zu sehen, denn seine Dicke kann zuweilen den Durchmesser des Magens sogar übertreffen. Sehr wechselnd ist die Länge. Oft beträgt sie, auch wenn das Organ eine sehr ansehnliche Dicke besitzt, nur einen kleinen Theil der Länge des Magens; zuweilen aber streckt sich die Leber schlauchförmig sehr bedeutend in die Länge, bedeckt mehr als den dritten Theil des gesammten Darmcanals und wird 8 mm (*Forbesella tesselata*), ja selbst über 20 mm gross (*Cynthia sigillata*).

Im lebenden Thier erscheint die Cynthienleber gewöhnlich gelbroth oder rothbraun. Das Drüsensecret, das sich in den Magen ergiesst, hat bei *Cynthia* und *Microcosmus* nach Hertwig zumeist eine orange Farbe.

b) Bei der Beschreibung zahlreicher neuen Molguliden sind zwar von den betreffenden Autoren die Leberdrüsen am Magen weder erwähnt noch abgebildet worden, allein es lässt sich daraus doch nicht immer schliessen, dass diese Organe thatsächlich fehlen, wenngleich das auch manchmal der Fall sein mag. Im Uebrigen lehrt uns die vergleichend anatomische Betrachtung der Molguliden eine ähnliche Reihe kennen, wie wir sie oben bei den Cynthideen angetroffen haben. Zunächst finden sich umfangreichere sackartige Ausstülpungen der Magenwand, die durch weite Oeffnungen mit der Magenhöhle im Zusammenhang stehen und selbst wieder vielfach gefurcht und gefaltet sind; eigentliche Leberschläuche, acinöse oder tubulöse Drüsenausstülpungen fehlen also noch zunächst. Bei *Pera crystallina* treten 4 solcher Lappen auf, die nur sehr unvollständig vom Magen gesondert erscheinen. Ein ähnliches Stadium weist auch *Paramolgula patagonica* Michaelsen auf, bei der ebenfalls noch grosse unregelmässige, häufig mit einander verwachsene Leberanhänge vorhanden sind, die mit weiten Oeffnungen mit dem Magen in Verbindung stehen. Bei *Paramolgula guttula* sind die Leberausstülpungen schlauchförmig in die Länge gestreckte Gebilde geworden, während sie bei *Gamaster* nur als kleinere Blindsäckchen in grosser Zahl allseitig am Magen entspringen, in einer ähnlichen Weise wie bei vielen Synascidien (siehe oben p. 461). Am vollkommensten erscheint das Organ besonders bei mehreren *Molgula* und *Ctenicella*, bei denen die zahlreichen dicken Leberäste sich vielfach verzweigen (*Molgula georgiana* Michaelsen), so dass mächtige, dem Magen aufliegende Polster und Streifen entstehen, die eine Dicke von 2 mm (*Stomatropa villosa*) oder 3 mm (*Ctenicella rugosa*) erreichen können.

Zuweilen sind die Leberschläuche nicht an allen Stellen gleichartig beschaffen, sondern an dem einen Ort ziemlich kurz, gar nicht oder nur wenig verzweigt, an dem anderen reicher dichotomisch verästelt (*Molgula pulchra*, *Ctenicella rugosa*).

Häufiger vielleicht als bei den Cynthideen scheint mir die Leber der Molguliden längsgestreckt zu sein, sei es, dass sie — wenigstens auf bestimmten Stellen — den Magen allseitig umgiebt, sei es, dass sie ihm nur einseitig aufliegt. Das hintere Ende kann dann beträchtlich dünner

sein als das vordere, zuweilen sogar nur aus vereinzelten Drüsenschläuchen bestehen, während vorn eine compacte Lebermasse, die nur die Region der Magenrinne freilässt, den Magen umgiebt (*Ctenicella rugosa*). Zuweilen ist das Hinterende längsgespalten und läuft dann in zwei schmale Streifen aus (*Stomatropa villosa*).

Gewöhnlich erstreckt sich die Leber über einen beträchtlichen Theil des Magens, zuweilen bedeckt sie ihn ganz. Da, wo ein besonderer Magenabschnitt äusserlich nicht hervortritt, muss man die Leber mit der gesammten Darmschleife vergleichen und findet zuweilen auch dann, dass sie verhältnissmässig recht umfangreich ausgebildet ist. Bei *Ctenicella rugosa* z. B. dehnt sie sich über $^1/_6$ der ganzen Darmlänge aus und erreicht eine Länge von mehr als 6 cm.

So wie bei den Cynthien zeigt auch bei den Molguliden die Leber im lebenden Thier zumeist eine schmutzigbraune oder rothbraune Färbung (*Stomatropa*), zuweilen (*Ctenicella rugosa*) ist sie olivengrün gezeichnet.

c) Ueber den feineren histologischen Bau der Leberschläuche ist zu bemerken, dass überall ein einschichtiges Epithel die Wandungen bildet. Die umfangreicheren, als weite Ausstülpungen der Magenwand auftretenden Lebersäcke, die bei manchen Molguliden und Cynthideen sich finden, scheinen im Wesentlichen die gleiche Beschaffenheit wie der Magen selbst zu besitzen, wenigstens habe ich bei den Autoren keine Bemerkungen angetroffen, aus denen auf eine besondere histologische Structur zu schliessen wäre. Nur scheinen, wenigstens bei gewissen Formen, die drüsigen Elemente in der Leber etwas zahlreicher zu sein.

Die Drüsenzellen sind bei Cynthien mit gelben oder gelbbraunen, stark glänzenden Secretkörnchen, die zuweilen den Zellkern fast ganz verdecken können, erfüllt. Neben diesen Leberzellen finden sich nach N. Wagner (1885) bei *Cynthia echinata* sehr eigenthümliche Amylumzellen; sie fehlen auch nicht in der Magenwand selbst und wurden daher schon oben (p. 456) kurz erwähnt. Sie liegen mehr oder minder zahlreich zwischen den eigentlichen Leberzellen eingebettet, sind fast viermal so gross als diese und fallen gegenüber den gelbbraunen Elementen durch ihr helles farbloses Aussehen auf. In jeder Zelle liegt ein grosses Stärkekorn, das eine ziemlich regelmässige linsenartige Form besitzt und deutlich concentrische Schichtung zeigt. Gelegentlich trifft man auch „kleinere Stärkekörnchen von unregelmässiger Form, stark ausgezogen oder stöckchenförmig". Nach Jodbehandlung erfolgt die charakteristische Blaufärbung. „Bei einigen Exemplaren von *Cynthia echinata* kommen solche Kerne im Magen in grosser Anzahl vor, und ich hielt sie anfangs für die von der Ascidie verschlungenen Nahrungsstoffe. In der That fand ich manchmal im Magen Stückchen von Cellulose. Später aber, bei näherer Untersuchung der Gewebe der Magenwandungen überzeugte ich mich, dass diese vermeintlichen Nahrungstheilchen oder Kerne von Stärkemehl sich in den Magenwandungen entwickeln."

Die physiologische Bedeutung der Leber kann als hinreichend erforscht nicht bezeichnet werden. Das hat nur zum Theil in der Schwierigkeit der Untersuchung seinen Grund, zum guten Theil liegt es daran, dass die Thierphysiologen, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben (Krukenberg), sehr ungeeignete Arten zu ihren Versuchen auswählten. Statt mit den grossen, ziemlich gut abgegrenzten Leberorganen der Cynthien und Molgulen zu experimentiren, wurden vorwiegend *Ascidia mentula*, *Phallusia mammillata* und *Ciona intestinalis* verwendet, bei denen reines Lebersecret oder reine Lebermasse überhaupt nicht zu gewinnen sind. Die Angaben beziehen sich daher wohl nur auf die im Magen beziehungsweise im Intestinum vorkommende Substanz. Diese schmeckt fade, nicht bitter. Der Nachweis, dass in ihr Cholate vorkommen, konnte nicht erbracht werden, und wenn es unter gewissen Bedingungen schien, dass Gallensäuren vorhanden seien, so wurden Fette oder eiweissartige Materien für Cholate gehalten. Der Auszug der Darmdrüsen von *Ascidia mentula* ist tief orangefarben und nimmt durch Salpetersäure zuerst eine grünlichgelbe Färbung an, darauf wird er dunkelroth und zuletzt bräunlich (Krukenberg).

6. Die darmumspinnende Drüse.

Die darmumspinnende Drüse wurde schon zu Ende des 18. Jahrhunderts von O. F. Müller gesehen und in der Zoologia Danica abgebildet (vgl. oben p. 29); als ein bei den Ascidien allgemein vorkommendes Organ wurde sie aber nicht erkannt, und ebensowenig findet sich eine Bemerkung über ihren Bau und ihre physiologische Bedeutung. Auch Savigny kannte noch nicht die allgemeine Verbreitung dieses Organs, obwohl er es für *Diazona* ziemlich genau abbildete und als eine Drüse mit unbekannter Function (glandes diverses) deutete. Später hat besonders Milne-Edwards die darmumspinnende Drüse bei den zusammengesetzten Ascidien eingehend untersucht und „mit einiger Wahrscheinlichkeit" als Leber, als „un organe hépatique" in Anspruch genommen. Seither hat sich eine grosse Zahl Forscher mit diesem Organ beschäftigt, und es war besonders eine von Chandelon (1875) auf Veranlassung Van Beneden's unternommene Untersuchung, die jenem Organ das allgemeine zoologische Interesse zuwandte.

Wenngleich der histologische Bau der Drüse jetzt genügend eingehend bekannt ist, fehlt bisher noch immer eine Untersuchung, die in einer überzeugenden und einwandsfreien Weise die physiologische Bedeutung des Organs klarlegt. Bei dieser Unsicherheit über die Function wird man alle die Namen, die eine ganz bestimmte Vorstellung von den Leistungen des betreffenden Organs geben und geben sollen, vermeiden müssen. Es sind daher die mehrfach angewendeten Bezeichnungen „Leber- oder Nierendrüse" durchaus zu verwerfen, zumal durch sie leicht Verwechselungen mit der wahren Leber oder Niere entstehen können

und in der That auch begangen worden sind. Ebenso sind Herdman's Benennung als „hepatic gland on the intestine“ und Della Valle's als Hepatopancreasdrüse unzutreffend. Giard nennt das in Rede stehende Gebilde „organe ou appareil réfringent“, andere haben es auch als „organe hyalin“ bezeichnet; Lacaze-Duthiers hat den Namen „glande pylorique“ eingeführt, Maurice und andere wenden „glande intestinale“ an. Ich habe, um gleichzeitig das anatomische Verhalten des Organs zum Darmtractus zu kennzeichnen und doch die Art der Function ganz unerörtert zu lassen, die Bezeichnung „darmumspinnende Drüse“ vorgeschlagen, die ich auch jetzt noch für durchaus passend und zweckmässig gewählt erachte.

Entwickelung. Entwickelungsgeschichtlich entsteht die Drüse aus einer frühzeitig im Embryo auftretenden Ausstülpung des Darmrohrs, an der Stelle, an welcher der Magen in den Mitteldarm beziehungsweise in das Intestinum übergeht. Diese Ausstülpung wächst zu einer Röhre aus und bildet sich unter reichen dichotomischen Verästelungen der Blindenden zu der das Intestinum umgebenden Drüse aus. Die Stelle, an der die Ausstülpung erfolgte, persistirt als die Einmündungsstelle des Drüsencanals in den Darm. Der Ausführungscanal der Drüse stellt also den ältesten und ursprünglichsten Theil des Organs dar, aus dem die einzelnen Drüsenschläuche und Acini nachträglich erst gewissermassen hervorknospten. Da die Drüsenausstülpung zumeist sehr früh entsteht, bevor Magen und Mitteldarm vollständig von einander abgegrenzt sind und ihre endgültige Gestalt erlangt haben, kommt es vor, dass die Einmündungsstelle entweder mehr nach dem Magen zu oder mehr nach hinten in den Bereich des Mitteldarmes verschoben erscheint, und es treten in dieser Beziehung Unterschiede nicht nur bei den verschiedenen Arten und Gattungen, sondern auch bei den Individuen derselben Art hervor (*Perophora Listeri*).

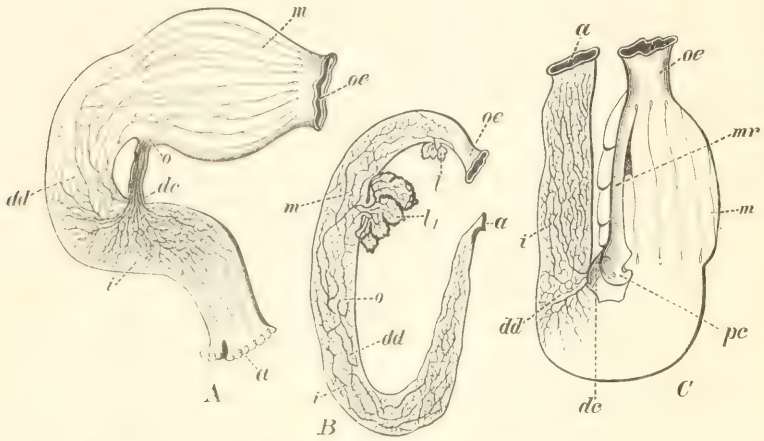
Bau. Bei der Darstellung des Baues der darmumspinnenden Drüse sind drei Theile des Organs auseinander zu halten: der ausführende Canal, die verzweigten Nebencanälchen und die blinden Endkolben.

a. Der ausführende Canal öffnet sich stets nur durch einen einzigen kleinen Porus in den Darmcanal, wie sich das aus der eben gegebenen Darstellung der Entwickelung der Drüse ergiebt. Wo am Magen ein Pyloruscoecum auftritt, mündet der Canal in dieses, seitlich oder an der Basis, wohl nur sehr selten in das äusserste Blindende. Nur bei *Goodsiria placenta* treten in das blasenförmige, gestielte Magencoecum zwei getrennt verlaufende Sammelcanäle der darmumspinnenden Drüse ein (Herdman). Wenn sich das Canalende schräg in die Pyloruswand einsenkt, ist es oft selbst an Schnittserien nicht ganz leicht, die Oeffnung nachzuweisen und den Zusammenhang der Drüse mit dem Darm zu erkennen. Daraus erklären sich manche irrthümliche Deutungen, die die darmumspinnende Drüse von älteren Autoren erfahren hat, und namentlich die Versuche, die Drüsenschläuche als Theile des Gefässsystemes auf-

zufassen. Besondere Schwierigkeiten machte es, bei der Gattung *Cynthia* den Porus aufzufinden; erst Lacaze-Duthiers und Delage (1889, 1892) wiesen ihn nach. Bei *Cynthia morus* ist die Oeffnung nur winzig klein, kaum 0,0035 mm gross, und überdies liegt sie soweit hinten in der Darmschleife, dass man sie an dieser Stelle kaum vermuthen möchte (Textfigur 114 *B*).

Der Canal hat bei den Ascidien, die eine weit offene Darmschleife besitzen, zumeist eine beträchtliche Länge, denn er durchsetzt quer den Zwischenraum, um in verschiedener Höhe an das Intestinum heranzutreten (s. Fig. 20, Taf. XXI). Bei den meisten zusammengesetzten

Fig. 114.



Schematische Darstellung der Darmschleife, im Besonderen des Verlaufs der darmumspinnenden Drüse von drei Cynthideen. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage.)
A von *Polycarpa varians*. *B* von *Cynthia morus*. *C* von *Styelopsis grossularia*.
a = Anus; *dc* = Canal der darmumspinnenden Drüse; *dd* = darmumspinnende Drüse; *i* = Intestinum; *l* u. l_1 = die beiden Lebertheile bei *Cynthia*; *m* = Magen; *mr* = Magenrinne; *o* = Oeffnung der darmumspinnenden Drüse in den Darm; *oe* = Oesophagus; *pc* = Pyloruscoecum.

Ascidien kann man ihn leicht unter dem Mikroskop verfolgen, sobald man einmal ein Thier aus dem Stock herauspräparirt und auf den Objectträger gebracht hat. Bei den grossen Monascidien ist der Canal oft von Blutbahnen begleitet und von Bindegewebe umhüllt, so dass eine ziemlich breite Brücke zwischen den Darmschenkeln gebildet wird, die Lacaze-Duthiers und Delage „bride pylorique" genannt haben (s. Textfigur 114 *A* und *C*). Im Innern dieses Bandes verläuft nicht immer nur ein einfacher Ausführungsgang, sondern häufig beginnt die Gabelung des Canals schon in mehr oder minder weiter Entfernung vom Intestinum, so dass auf bestimmten Strecken zwei, drei, vier und noch mehr dicht neben einander laufende Canäle angetroffen werden und nur in der Nähe des Magens eine Sammelröhre sich findet. Auch da, wo keine besondere Bindegewebshülle um den Canal vorkommt, kann dessen Gabelung ein beträchtliches Stück vor dem Intestinum eintreten. Weichen die Gabeläste

auseinander, so lässt sich das leicht feststellen (s. Fig. 13, Taf. XXI). Bei *Circinalium concrescens* z. B. vereinigen sich die 3—4 zu der darmumspinnenden Drüse am Intestinum führenden Canäle erst ganz kurz vor dem Magen zu einem kleinen gemeinsamen Ausführungsgang, und bei *Goodsiria placenta* sollen, wie oben schon bemerkt wurde, sogar zwei Canäle getrennt in das Magencoecum eintreten. Manchmal erfolgt aber die Spaltung des Canals so, dass beide Zweigröhren dicht nebeneinander liegen bleiben, und man ist dann überrascht, wenn man erst auf den Querschnitten die Theilung des Ausführungscanals bemerkt (z. B. zuweilen bei *Botryllus*).

Uebrigens kommen nicht unerhebliche individuelle Verschiedenheiten im Verlauf und in der Art der Gabelung des ausführenden Canals vor. Bei *Perophora Listeri* z. B. erfolgt sehr häufig die erste Abspaltung eines Nebenastes nicht bereits in der Mitte zwischen den beiden Schleifenästen des Darmes, wie es die zuletzt erwähnte Abbildung zeigt, sondern der Canal verläuft direct bis zum Intestinum, um sich erst dort gleich in mehrere Zweige aufzulösen.

Bei der Gattung *Cynthia* ist der ausführende Canal äusserst kurz, und er durchsetzt auch nicht, im Gegensatz zu dem oben beschriebenen Typus, die Darmschlinge, um an das Intestinum des aufsteigenden Astes heranzutreten, sondern unmittelbar an der Oeffnungsstelle in den Pylorus beginnt die dendritische Verästelung (Textfigur 114 *B*). Man kann hier also überhaupt kaum noch von einem besonderen Ausführungscanal sprechen.

Der histologische Bau des Canals ist sehr einfach. Die Wand besteht aus einem durchaus einschichtigen, annähernd cubischen oder stärker abgeflachten Epithel (Fig. 12, Taf. XXI). Nur unmittelbar an der Mündungsstelle in den Magen finden sich höhere prismatische Zellen häufiger vor; an den entfernteren Stellen des Canals sind sie seltener anzutreffen. In mehreren Fällen (*Perophora*, *Styelopsis*) ist im lebenden Thier und auch auf den Querschnitten eine Flimmerauskleidung des Canallumens erkannt worden. Das Lumen ist annähernd so weit wie die Wand dick. Stellenweise, namentlich nahe der Mündung, kann es sich zwar etwas stärker erweitern, andererseits aber ist auch zuweilen der Lumendurchmesser geringer als die Wanddicke, so dass selbst der Ausführungscanal wie ein feines Capillarrohr erscheint.

b. Die verzweigten Nebencanälchen, die direct oder indirect vom ausführenden Sammelgang ausgehen und immer wieder sich verästeln können, umwachsen vornehmlich das Intestinum. Zuweilen, besonders bei den kleinen Synascidien, sind verhältnissmässig nur wenig zahlreiche Aeste vorhanden (Fig. 13 u. 20, Taf. XXI), die nur über einen kleinen Theil des Darmrohres sich ausbreiten, und gewöhnlich entspringt dann der die Darmschleife quer durchsetzende Ausführungscanal ungefähr in der Mitte des von der Drüse umsponnenen Feldes. Das letztere tritt sehr häufig auch bei den Monascidien und den grösseren stockbildenden Formen ein, wenn eine sehr reiche Verzweigung der Canäle erfolgt und

ein beträchtlicher Theil des Intestinums umwachsen ist. Fig. 114 *A* zeigt ein solches Verhalten bei *Polycarpa varians*. Von der Stelle, an welcher der ausführende Canal an das Intestinum herantritt, gehen die Nebenäste unter reichen Verzweigungen allseitig nach vorn und hinten aus, mit ihren äussersten Enden auf der einen Seite bis zum Magen, auf der anderen bis in die Nähe des Anus sich vorschiebend. Doch findet sich manchmal auch ein anderer Verlauf der verzweigten Nebencanäle. Zuweilen wachsen nämlich, wenn auch nicht ausnahmslos alle, so doch weitaus die Mehrzahl der Nebencanäle nur gegen das anale Ende hin, um nur den hinteren Abschnitt des Intestinums zu umspinnen, während der vordere fast gänzlich frei bleibt (Textfigur 114 *C*), und der Endcanal entspringt dann natürlich nicht in der Mitte, sondern am Hinterrande des Drüsencanalfeldes. Selten breiten sich die reichen Verzweigungen so weit nach vorn aus, dass sie den ganzen Magen, die Leberlappen und sogar die hintere Oesophagealregion überziehen; nur die beiden äussersten Enden des Darmtractus lassen sie dann frei (*Cynthia*, Textfigur 114 *B*).

In Bezug auf die Art und Weise der Verästelung lassen sich zwei Typen unterscheiden, die allerdings durch Zwischenformen miteinander verbunden sind. Im einfachsten Fall erfolgt immer nur eine dichotomische Gabelung der Canäle. Häufig entspringen auch drei Stämmchen an einer Stelle, oder es können selbst 4 aus dem gewöhnlich etwas erweiterten Ende des Ausführungscanals hervortreten (z. B. *Perophora* nach Chandelon), aber die einzelnen Zweige verbinden sich nicht wieder durch anastomosirende Querstämmchen miteinander, und so stellt die Drüse mit ihren Verzweigungen ein weit ausgebreitetes dendritisches Buschwerk dar.

In anderen Fällen, und zwar gewöhnlich da, wo eine sehr reiche Verzweigung vorkommt, finden sich zwischen den einzelnen dichotomischen Aestchen mehr oder minder zahlreiche secundäre Verbindungsgänge entwickelt, und damit geht die dendritische Drüsenform in eine netzförmige über, wie sie besonders bei Salpen zur Entwickelung gelangt, aber auch bei Cynthideen, *Clavelina* und anderen nicht ganz fehlt. Je nach der grösseren oder geringeren Anzahl der anastomosirenden Gefässe nähert sich die Drüsenform mehr dem einen oder dem anderen Typus.

So wie der ausführende Canal sind auch die verzweigten Nebencanälchen von einem durchaus einschichtigen Wandepithel gebildet, das gegenüber dem ersteren nur selten (*Styelopsis grossularia*) durchgreifende bemerkenswerthe Unterschiede aufweist und ebenfalls stets bewimpert zu sein scheint. Nicht immer sind die Canälchen an allen Stellen von capillarer Feinheit, sondern in unregelmässiger Vertheilung, hier und dort, aber besonders, wie es scheint, an den Gabelungsstellen, treten sackartige Erweiterungen auf.

c. Die terminalen Blindenden der darmumspinnenden Drüse müssten, wenn die Deutung des Gebildes als excretorisches Organ zutreffend ist, aller Wahrscheinlichkeit nach die wichtigsten Theile der

Drüse darstellen. Die Terminaltheile sind fast immer ausgeprägt ampullenförmig, stellen also typische Acini dar; doch kommen auch solche Endigungen vor, bei denen man kaum noch von einer ampullenförmigen Erweiterung reden kann, vielmehr gleichen sie ganz tubulösen Drüsenschläuchen.

Die Stellung der Ampullen gegenüber dem Epithel des Darmcanals ist eine verschiedene. Entweder liegen sie flach der Darmwand auf, oder sie stehen senkrecht zu ihr. Dieses letztere Verhalten hielt Roule (1885) als charakteristisch für die Gattung *Polycarpa*, doch findet es sich auch bei anderen Styelinen, und bei *Cynthia* kommt mehrfach eine Zwischenstellung vor (Lacaze-Duthiers und Delage).

Im Allgemeinen sind die Ampullenenden der Drüse bei einer Species ziemlich gleich gross, wenn auch immerhin gewisse individuelle Grössenschwankungen vorkommen. So sind sie z. B. bei *Styelopsis grossularia* beträchtlich grösser als bei *Polycarpa varians*; bei *Cynthia morus* sind sie 40—60 μ lang, 15—25 μ breit, während die sich ansetzenden Canälchen höchstens nur 12 μ im Durchmesser betragen (Lacaze und Delage).

Der histologische Bau der Endkolben ist nicht überall der gleiche, obwohl stets an allen Stellen ein einschichtiges Epithel vorhanden ist. An der Aussenseite haben die Zellen hier, wie übrigens auch im ganzen Canalsystem, eine gewöhnlich ziemlich dicke Basalmembran (membrane anhyste der französischen Autoren) ausgeschieden. Die Zellen der Ampullenwand sind in der Regel beträchtlich flacher als in den Canälchen; zuweilen ist ein typisches Plattenepithel vorhanden, das an den Stellen, an denen die Zellkerne liegen, buckelförmig gegen das Lumen zu vorspringt. Flimmern scheinen die flachen Zellen nicht zu tragen, mit Sicherheit sind sie wenigstens nicht erkannt worden. Dagegen finden sich stärkere Wimpern an den Eingangsstellen zu den Ampullen, wo ein cubisches oder selbst cylindrisches Epithel zumeist ziemlich unvermittelt in die flachen Zellen übergeht. Auffallend ist es, dass zuweilen in derselben Drüse neben diesen Ampullen noch andere vorkommen, deren Wand aus genau dem gleichen Flimmerepithel gebildet wird, das in den Canälen sich findet (z. B. *Perophora*). Ob diese letzteren Acini in der That weiterhin noch die Gestalt der ersteren annehmen, wie Chandelon meint, ist mir sehr zweifelhaft, da sie die gleiche Grösse besitzen, ja zuweilen sogar noch grösser sein können als die flachwandigen.*)

Da, wo die Endigung der Canälchen tubulös ist, scheint eine besondere terminale histologische Differenzirung nicht zu erfolgen.

Das Lumen der Ampullen glaubte Kupffer von Zellen erfüllt zu sehen, die weiterhin zu Blutzellen würden und in die eigentlichen Blutbahnen überträten. Auch Giard erwähnt, dass nicht nur in den End-

*) Herr Isert, der im Rostocker Zoologischen Institut mit der Untersuchung der Darmdrüsen der Ascidien beschäftigt ist, hat bei Cynthien nicht nur in den Ampullen, sondern auch weit verbreitet in den verzweigten Nebencanälchen Drüsenzellen beobachtet, die ein körniges Secret absondern.

säckchen sondern auch in den Canälen eine gekörnte fettige Masse vorhanden sei, während andere Autoren nur eine homogene helle Flüssigkeit antrafen. In dieser kann man aber allerdings häufig kleine Granulationen beobachten, die von den Körnchenzellen der Canalwandungen ausgeschieden worden sind. Chandelon sah in einigen, freilich nicht in allen Ampullen bei *Perophora* grössere sphärische oder etwas unregelmässige, stark lichtbrechende Einschlüsse, die in der Flüssigkeit durch die Wimpern der Wandzellen in Bewegung gesetzt wurden. Mit den von Giard beobachteten Einschlüssen scheinen diese Körperchen nichts gemeinsam zu haben, denn Chandelon betont ausdrücklich, dass jener Forscher offenbar abnormale, in Auflösung begriffene Endkolben untersucht hätte.

Function. Die physiologische Bedeutung des Organs als eine Drüse lässt sich aus dem anatomischen und histologischen Verhalten mit Sicherheit entnehmen, ebenso, dass es sich um eine Drüse handeln muss, deren Secret bei der Verdauung eine bestimmte Leistung auszuführen hat, doch war bis jetzt die Art der Function mit Sicherheit nicht zu erkennen.

Schon aus den Eingangs dieses Abschnittes mitgetheilten älteren Bezeichnungen, die für die darmumspinnende Drüse in Gebrauch waren, ergab sich die sehr verschiedene Beurtheilung, die die physiologische Bedeutung dieses Organs gefunden hatte. Eine der anerkanntesten Deutungen bezeichnete die darmumspinnende Drüse als Leber. Sie geht im Wesentlichen auf Milne Edwards zurück, der zuerst bei Botrylliden diese Auffassung vertrat, denn er beschrieb das Organ als „une masse glandulaire, qui paraît être un organe hépatique". Auch Hancock (1868), der zuerst für Monascidien (*Styela tuberosa*) eine zutreffende Beschreibung der Drüse gab, schloss sich dieser Ansicht an. Als sehr wichtige Gründe dagegen hat man schon längst angeführt, dass in der darmumspinnenden Drüse stets nur glasartig durchsichtige und niemals pigmentirte Zellen sich finden, wie sie sonst in den Leberorganen vorzukommen pflegen, dass das gesammte Canalsystem und oft auch die ganzen Ampullen bewimpert sind, und dass endlich bei den meisten Ascidien am Magen bereits ein anderes, mehr oder minder hoch differenzirtes Organ vorkommt, das unzweifelhaft eine Leber ist.

Die Deutung der darmumspinnenden Drüse als eine Niere wird gewöhnlich Krohn zugeschrieben (Lacaze-Duthiers und Delage 1892). Mit Unrecht, denn Krohn (1852) hielt in der Entwickelung der *Phallusia mammillata* die wahren Nierenbläschen und unsere Drüse wohl auseinander, indem er diese letztere vom Darm aus entstehen sah; über ihre Function aber konnte er keine bestimmten Angaben machen. Roule (1885) scheint allerdings bei Styelinen (*Polycarpa varians*) die Blindenden der darmumspinnenden Drüse, deren verbindende Canäle und Ausführungsgang in den Pylorus er übersah, für Nierenbläschen gehalten zu haben, und ebenso leugnete er (1884) ganz ungerechtfertigter Weise bei den Ascidien (*Ciona intestinalis*) das Vorkommen jenes Drüsenorgans, indem er die Verzweigungen theils als Hodencanälchen, theils als Blut-

bahnen deutete. Ohne jeden Vorbehalt betrachtet Lahille die darmumspinnende Drüse als eine Niere. Die Mündung der Drüse in den Darmcanal und die Entstehung vom Entoderm aus erscheinen der Auffassung, dass die darmumspinnende Drüse ein Excretionsorgan sei, zwar sehr wenig günstig; aber am nächsten läge dann noch, wie schon mehrfach betont worden ist, der Vergleich mit den Malpighi'schen Schläuchen der Insecten, bei denen wenigstens die Lagebeziehungen gewisse Aehnlichkeiten aufweisen. So wie gegen die Deutung des Organs als Leber, erhebt sich auch gegen die als Niere das schwerwiegende Bedenken, dass bei den Ascidien weit verbreitet an anderer Stelle ein Organ vorkommt, das sicher wie eine Niere functionirt, aber freilich einen ganz anderen Bau zeigt als die darmumspinnende Drüse. Die Entwickelung zweier verschieden organisirten Gebilde zur Ausübung ein und derselben Leistung in einem Thierkörper hat von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich.

Auf Grund falscher Vorstellungen von dem Bau der darmumspinnenden Drüse haben sich früher natürlicher Weise auch irrthümliche Ansichten über die physiologische Bedeutung bilden müssen. So erkannte C. Vogt (1854) bei den Salpen, bei denen die Drüse in ganz ähnlicher Weise entwickelt ist wie bei den Ascidien, in den verzweigten Aesten überhaupt nicht die Lumina, sondern er fasst die Canäle als solide Stränge auf, die er dem Muskelsystem zurechnet. Huxley (1851), der die Drüse zuerst bei Salpen und Pyrosomen untersucht und als „tubular system" bezeichnet hatte, glaubte, dass ihre Canäle mit den Blutgefässen im Zusammenhang ständen und nach Art der Lymphgefässe dazu dienten, Nährstoffe aus dem Darm ins Blut überzuführen. Er nennt die Drüse daher auch „a sort of rudimentary lacteal system". Kupffer (1872) glaubte sich bei *Ciona canina* durch Injectionen vom Herzen aus davon überzeugt zu haben, dass das Blutgefässsystem und die Canäle der darmumspinnenden Drüse miteinander zusammenhängen. Er hält die letztere daher nur für einen besonders entwickelten Theil des Circulationsapparates, dem wohl neben der Resorption des Chymus noch andere Fuctionen zukommen. Namentlich sei es wahrscheinlich, dass in der Drüse die Bildungsstätte für die der Form und Grösse nach ziemlich wechselnden geformten Elemente des Blutes liege. Er glaubte daher auch, die blinden Anhänge mit Zellen ganz oder theilweise erfüllt gesehen zu haben.

Auch R. Hertwig (1872) rechnet die Drüse dem Blutgefässsystem zu und betrachtet sie als eine Art Lymphgefässsystem, das besonders dicht um den Oesophagus und Magen entwickelt sei, aber keine Einmündung in den Darm besitze. Dass er den Ausführungsgang in den Pylorus übersehen konnte, liegt daran, dass er seine Untersuchungen an einer *Cynthia* anstellte, bei der der Nachweis des Porus, wie oben (p. 476) hervorgehoben wurde, besondere Schwierigkeiten darbietet. Daraus, dass Hertwig den Zusammenhang zwischen Darm und Drüse nicht auffand, erklärt es sich auch, dass er diese nicht vom Entodermcanal aus

sich bilden lässt, sondern annimmt, dass sie durch Einstülpung des Peribranchialepithels sich entwickele.

Endlich muss ich noch der Auffassung Giard's gedenken, der, wie oben bereits bemerkt wurde, das Organ bei zusammengesetzten Ascidien richtig beschrieben und als appareil réfringent bezeichnet hatte. Wenn er zwar auch erklärt, dass es augenblicklich noch nicht an der Zeit sei, über die Function des Organs eine bestimmte Ansicht zu äussern, so thut er es doch und versucht sogar eine morphologische Deutung, indem er die darmumspinnende Drüse der Ascidien mit dem Magenblindsack resp. dem Krystallstiel der Lamellibranchiaten homologisirt. Mit Recht haben Lacaze-Duthiers und Delage diese Ansicht scharf zurückgewiesen.

Insoweit der histologische Bau und die Lagebeziehungen der darmumspinnenden Drüse auf deren Function zu schliessen gestatten, wird man sich der Auffassung Chandelon's und der früheren Autoren anschliessen müssen und das Organ als eine von der Leber verschiedene Darmdrüse zu betrachten haben, vielleicht als eine Art Pancreasdrüse, wie denn auch Griffiths den Tunicaten ein Pancreas zuschreibt. Ob, wie Lacaze-Duthiers und Delage meinen, die Drüse ausser der Secretion eines Verdauungssaftes auch Nierenfunctionen ausübt, ist vorläufig mindestens noch sehr zweifelhaft.

7. Einige physiologische Bemerkungen über die Verdauung bei den Ascidien.

Ueber die Functionsweise des Ascidiendarmes und über die Art der Verdauung bei den Tunicaten hat zuerst Krukenberg eingehendere Untersuchungen angestellt. Allerdings haben diese zu einem befriedigenden Ergebniss nicht geführt, und namentlich über die Bedeutung der einzelnen Theile des Darmtractus wissen wir, was sich bereits aus den in den einzelnen Abschnitten dieses Kapitels mitgetheilten Thatsachen ergeben hat, bisher nur sehr wenig Zuverlässiges. Auffallend erscheinen die negativen Befunde bei *Ascidia mentula* und *Microcosmus vulgaris*, denn es gelang Krukenberg (1878) nicht, hier durch Extraction mit Glycerin, Wasser, Säuren (0,2 Proc. Salzsäure, 2 Proc. Essigsäure) und Alkalien (2 Proc. Soda) eine Uebereinstimmung irgend eines Theiles des Darmcanals mit den enzymbildenden Lebern der Evertebraten festzustellen. Es entstanden bei den Versuchen mit einer grossen Anzahl von Därmen nur unwirksame Auszüge, und die Verdauung rohen Fibrins war nicht zu erzielen. „Jedenfalls wird die Production eiweissverdauender Enzyme, wenn überhaupt vorhanden, bei diesen Ascidien eine sehr geringe sein. Im Darm der *Ciona canina* findet sich Diastase, die bei *Ascidia mentula* nur in Spuren vorkommt."

Später (1881) fand Krukenberg, dass der Darminhalt von *Ciona* eine allerdings nur äusserst schwache tryptische Wirkung auf rohes Fibrin

zeige, die sich erst nach längerer Einwirkung von einem Tag und bei 30—40° C. bemerkbar mache, bei niederen Temperaturen ganz ausbleibe. Da die Ascidien in so warmem Wasser überhaupt nie vorkommen, ist es allerdings kaum verständlich, wie jene Flüssigkeit in der lebenden Ascidie Eiweiss überhaupt verdauen könne. Ein tryptisches Enzym im *Ciona*-darm hatte Krukenberg schon früher (1878) beobachtet, er war aber zuerst der Ansicht, dass dieses nicht das Product lebender Darmdrüsenzellen der Ascidie sei, sondern von der aufgenommenen Krebsnahrung stamme. Er glaubte daher, dass bei den Ascidien in einer ähnlichen Weise, wie er es bei vielen Coelenteraten gefunden zu haben meinte, die Eiweissverdauung vorzugsweise durch die Enzyme erfolge, welche die Beute mit sich führt.

Auch die Salpen ergaben durchaus negative Befunde, denn das Glycerinextract von 50 Därmen der *Salpa maxima* erwies sich peptisch wie tryptisch durchaus unwirksam auf rohes Fibrin, und zwar sowohl bei 38—40° C., als auch bei 15—20° C. Krukenberg schliesst daraus, dass im Tunicatendarm wahrscheinlich vorwiegend eine cellulare Verdauung stattfinde, und dass die Ernährungsvorgänge der Ascidien gleichsam ein Verbindungsglied zwischen dem exclusiv cellulären und dem enzymatisch secretorischen darstellen.

Weiteres Interesse erregten vor einigen Jahren die Angaben R. Schneider's (1895) über die Aufnahme von Eisen bei Ascidien (*Diazona violacea*, *Ciona intestinalis*, *Clavelina Rissoana*). Nach Behandlung mit Ferrocyankalium und ganz verdünnter Salzsäure zeigte sich namentlich bei der zuletzt genannten Form eine glänzende Bläuung, die zunächst den Verdauungscanal, und zwar besonders den Magen und die darmumspinnende Drüse, betraf, und, von diesen ausgehend, den Kiemendarm, Mesenchym, Peribranchialwände und äusseren Cellulosemantel ergriff. Die mikroskopische Untersuchung ergab eine Blaufärbung der Kerne, und zwar in der Regel nicht der ganzen Kerne, sondern nur des Nucleolus und des achromatischen Gerüstes mit den darin suspendirten Chromosomen. Zuweilen zeigten sich allerdings auch zwischen den Kernen im Zellplasma Eisenpartikelchen in feinen Körnchen, „ein Hinweis darauf, dass auch ein gleichzeitiger Austausch des betreffenden Stoffes durch alle Theile des Gesammtgewebes stattfindet".

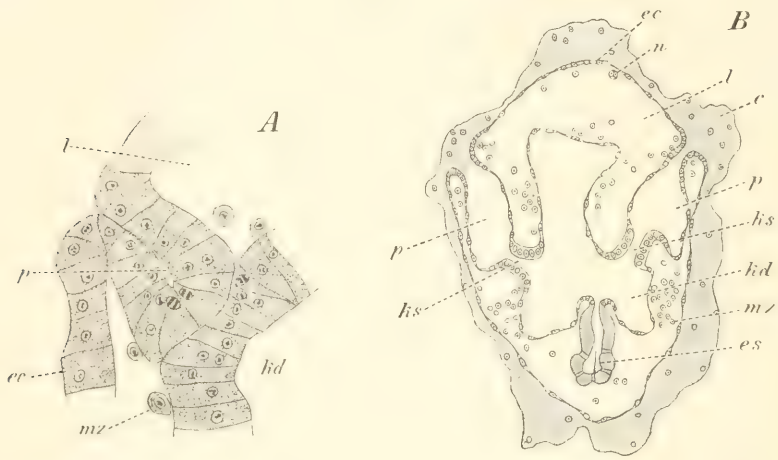
Prof. R. Kobert hat im Rostocker Pharmakologischen Institut *Clavelina lepadiformis* auf ihren Eisengehalt untersucht und Schneider's Angaben im Wesentlichen bestätigen können. Er verfuhr jedoch nach einer anderen Methode, die zuerst von Tirmann (Ueber den Uebergang des Eisens in die Milch. In: Kobert's Görbersdorfer Veröffentlichungen, Bd. 2, 1889, p. 112) eingehend beschrieben und als Turnbullsblaureaction bezeichnet wurde. Das in den Thieren durch Schwefelammonium gefällte Eisen wurde in einer mit Salzsäure schwach angesäuerten ca. 20 proc. Ferricyankaliumlösung in Turnbullsblau verwandelt. Auf diesem Wege

lassen sich lebhaft blau gefärbte Dauerpräparate herstellen. Schneider ist daher nicht im Recht, wenn er die Zuverlässigkeit der Schwefelammonprobe für Tunicaten bezweifelt.

IX. Der Peribranchialraum und die Cloake.

Der gesammte Peribranchialraum und die Cloake (der „Wasserraum" Kupffer's) entstehen, wie bereits (p. 162) angedeutet worden ist, aus zwei ektodermalen Einstülpungen, die in der Regel sehr frühzeitig im Embryo auftreten (Textfigur 115 *A*) und den Kiemendarm zu umwachsen beginnen, indem sie sich zwischen diesem und der ektodermalen Leibeswand immer mehr ausbreiten. Die Basis der Peribranchialeinstülpung verwächst auf jeder Seite an zwei hintereinander gelegenen Stellen

Fig. 115.



A. Querschnitt durch die linke Peribranchialeinstülpung eines Embryos von *Clavelina lepadiformis*. $^{355}/_{1}$. *B*. Querschnitt durch eine junge festgesetzte Larve von *Ciona intestinalis*, die jederseits 2 primäre Kiemenspalten besitzt. $^{230}/_{1}$.

c = Cellulosemantel; *ec* = Ektodermepithel; *es* = Endostyl; *kd* = Kiemendarm; *ks* = Kiemenspalten; *l* = primäre Leibeshöhle; *mz* = Mesenchymzellen; *n* = Nervenstrang; *p* = Peribranchialeinstülpungen.

mit dem Entodermepithel, und dort bilden sich in der oben (p. 375) beschriebenen Weise die beiden ersten Kiemenspaltenpaare, die entweder zu den ersten bleibenden Spiraculis sich umgestalten (*Clavelina*) oder als sog. Protostigmata oder Urspiracula weiterhin noch vielfach sich theilen und ganze Reihen von Kiemenspalten aus sich hervorgehen lassen (*Ciona* und viele andere).

Die beiden Einstülpungsstellen der Peribranchialsäckchen sind zumeist noch in der freischwimmenden Larve, oft auch noch auf dem ersten bereits festsitzenden Stadium von einander getrennt und dorsal von der

Medianebene mehr oder minder weit entfernt (Textfigur 115 *B*). Weiterhin nähern sie sich aber stets immer mehr, um endlich mit einander zur Egestionsöffnung zu verschmelzen (Fig. 5, Taf. VII). Dabei vereinigen sich naturgemäss auch die dorsalen Abschnitte der beiden ursprünglich getrennten Peribranchialräume. Zunächst geschieht die Vereinigung nur im nächsten Umkreise der Egestionsöffnung, allmählich aber fliessen die Peribranchialräume längs der Dorsalseite auf immer weiteren Strecken ineinander zur Bildung der unpaaren Cloakalhöhle (Fig. 6, Taf. VII, Fig. 1, Taf. XI, Textfigur 18, p. 158). Ausserhalb des Cloakenraums bleiben die rechte und linke Peribranchialhöhle von einander getrennt, wenngleich deren Wandungen an mehreren Stellen sich nähern, ja sogar an einander legen können, um in ganz bestimmter Weise verlaufende Septa (replis mésentériques oder ligaments der französischen Autoren) zu bilden. Ausser diesen primären, die beiden ursprünglichen Theile des Peribranchialraumes trennenden Septen treten noch secundäre auf, die ganz und gar entweder dem rechten oder linken Peribranchialraum angehören und als langgezogene Faltenbildungen entstanden sind, um die Eingeweide, und zwar besonders den Darmcanal, zu umhüllen. Verschieden von den Septen sind die Trabekel, die balken- oder stabförmige, die Peribranchial- oder Cloakenhöhle durchsetzende Ausstülpungen der Peribranchialwandungen darstellen. Bei zahlreichen Ascidien entwickeln sich an diesen letzteren sehr eigenthümliche, in ihrer physiologischen Bedeutung noch nicht genügend erforschte Organe, die sog. Endocarps oder Parietalbläschen.

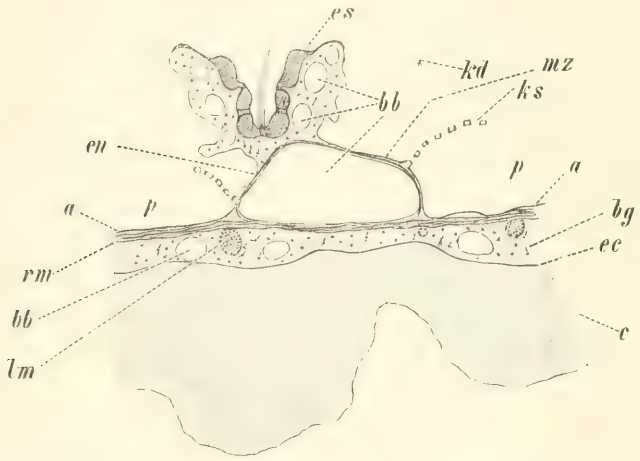
In histologischer Beziehung stellen die Wandungen der Peribranchialräume ein durchaus einschichtiges Epithel dar. Insoweit dieses dem entodermalen Theil des Kiemendarmes dicht anliegt und sich an der Bildung des Respirationsorganes betheiligt, wird es als inneres Peribranchialepithel bezeichnet. Dieses ist bereits in einem früheren Kapitel (p. 399) besprochen worden. Das äussere Peribranchialepithel ist fast an allen Stellen sehr flach, zumeist ein typisches Plattenepithel, und das Mesenchym und die Muskulatur der Leibeswandung können mit ihm sehr innig verwachsen sein, so dass es gleichsam wie die innere Grenzschicht der Leibeswand erscheint (s. Fig. 1, Taf. XXII) und von Milne-Edwards als „Tunica tertia“, von R. Hertwig als „Tunica tertia parietalis“, von Bronn als „dritte Schicht oder Brustsack“ bezeichnet wurde (vgl. oben p. 167). Hin und wieder, und, wie es scheint, nicht einmal bei den verschiedenen Individuen ein und derselben Art immer an denselben fest bestimmten Stellen, ist das Plattenepithel mehr oder minder stark verdickt und aus kleinen cubischen oder höheren cylindrischen Zellen zusammengesetzt. Eine besondere Bedeutung dürfte diesen verdickten Epithelstellen nicht zukommen.

1. Die Septen.

a. Die Primärsepten.

a) Bei allen Ascidien bleiben die beiden Peribranchialräume ventral in oder nahe der Medianebene im ganzen Bereich des Endostyls von einander getrennt. Zumeist dehnen sie sich auf der Bauchseite nicht ganz bis zur Mittelebene aus, sondern endigen rechts und links in einiger Entfernung vom Endostyl (siehe die halbschematischen Durchschnitte Fig. 5 u. 6, Taf. VII; Fig. 1, Taf. VIII). Zwischen den medialen Rändern der beiden Peribranchialräume liegt in diesem Fall in der primären Leibeshöhle eine verhältnissmäsig bedeutende Masse Mesenchymgewebes, und stets verlaufen hier parallel zum Endostyl eine oder mehrere umfangreichere Blutbahnen und häufig Muskelfaserzüge. Diese ganze ventral vom Endostyl gelegene, die Peribranchialhöhlen trennende Längszone bildet das ventrale oder Endostylseptum. In den eben erwähnten Fällen

Fig. 116.



Querschnitt durch die Endostylregion einer *Ciona intestinalis*. $^{35}/_{1}$.
a = Aeusseres Peribranchialepithel; *bb* = Blutbahnen; *bg* = Bindegewebe; *c* = Cellulosemantel; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *en* = Entodermepithel des Kiemendarms; *es* = Endostyl; *kd* = Kiemendarm; *ks* = Kiemenspalten; *lm* = Längsmuskeln; *mz* = Muskelfaserzüge; *p* = Peribranchialraum; *rm* = Ringmuskulatur.

ist das Septum fast ausschliesslich vom Bindegewebe gebildet, und der Antheil des Peribranchialepithels tritt jenem gegenüber fast ganz zurück. So verhält es sich fast immer bei den Synascidien und Socialen (*Clavelina*) und vielen Monascidien (*Ciona intestinalis*, Textfigur 116; *Phallusia mammillata* etc.). Das Bindegewebsseptum ist einerseits, und zwar aussen, mit der Leibeswand, andererseits mit dem Endostyl mehr oder minder innig verwachsen, und dadurch wird der ventrale Theil des Kiemendarms in einer festen Lage erhalten.

Schärfer ausgeprägt und von den benachbarten Organen und Geweben deutlicher gesondert erweist sich das Endostylseptum bei vielen Cynthien und anderen Monascidien. Es ist bereits oben (p. 348) darauf hingewiesen worden, dass das ventrale mediane Bindegewebsseptum eine ansehnliche Höhe erreichen und den Endostyl so weit dorsal zu verschieben kann, dass er gleichsam in den Kiemendarm hineingehängt erscheint. Der dorsale Theil des Septums wird daher vom entodermalen, von Spalten nicht durchbrochenen Kiemendarmepithel begrenzt, während an der Bildung des ventralen das Peribranchialepithel sich betheiligt. Dieser ventrale Abschnitt erreicht zuweilen, wenn die medialen ventralen Enden der Peribranchialräume umfangreicher entwickelt sind, eine verhältnissmässig bedeutende Grösse (vgl. Textfigur 72, p. 347). Auch in diesen Fällen besteht das Endostylseptum zum weitaus grössten Theil aus Bindegewebe, über dem die Epithelien nur wie ein feiner, dünnwandiger Ueberzug erscheinen.

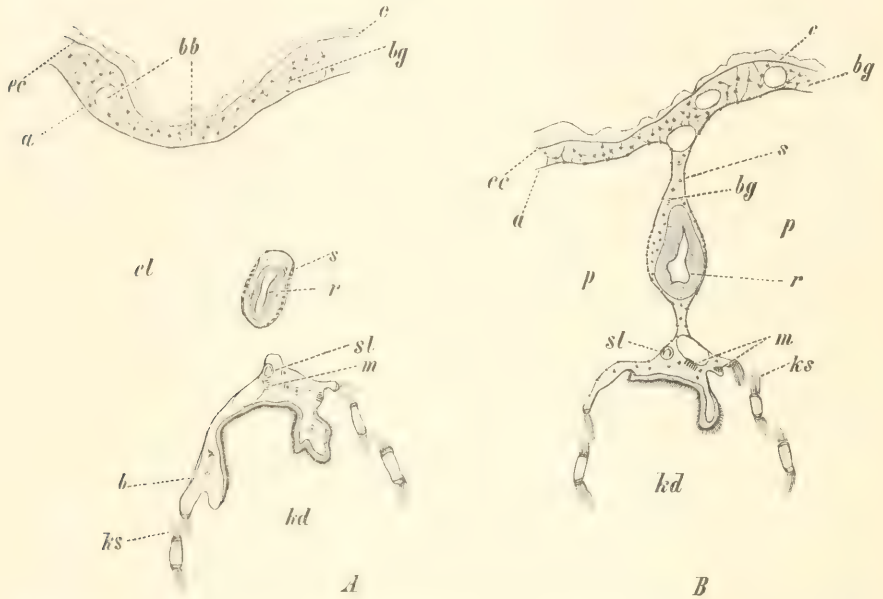
Bei manchen Monascidien endlich legen sich die medialen ventralen Enden der Peribranchialräume dicht aneinander, und ihre epithelialen Wandungen sind an diesen Stellen durch kein Bindegewebe mehr getrennt. Das Endostylseptum besteht demnach lediglich aus zwei dicht an einander gepressten Plattenepithelien, die stellenweise so innig mit einander verwachsen können, dass sie als zwei gesonderte Schichten nicht mehr nachweisbar sind. Bei der ausserordentlichen Feinheit dieses Septums, findet man es in den in Schnitte zerlegten Thieren stellenweise durchrissen, so dass eine ventrale Verbindung zwischen den beiden Peribranchialräumen zu bestehen scheint. Ich möchte aber glauben, dass es sich in allen Fällen um künstliche Rupturen im Septum handelt, die entweder durch die Conservirung und Paraffineinbettung oder durch Verletzungen des lebenden Thieres hervorgerufen wurden. Uebrigens gleicht oft ein solches Septum nicht an allen Stellen seines Verlaufes einer membranartigen Lamelle, sondern hin und wieder schiebt sich von der Leibeswand her spärliches Bindegewebe, zuweilen nur zellenfreie Gallertsubstanz zwischen die beiden Epithelien ein (*Styelopsis grossularia*, Fig. 1, Taf. XXII).

b) Auf der Dorsalseite bildet sich bei vielen Ascidien ein ebenfalls median verlaufendes Septum aus, das als Dorsalseptum zu bezeichnen ist. Es entsteht dadurch, dass die beiden Peribranchialeinstülpungen, nachdem sie den Kiemendarm umwachsen haben, nicht auf der ganzen Rückenseite, sondern nur in einer bestimmten Region zur Cloake sich vereinigen, an gewissen Stellen aber, so wie ventral im Bereich des Endostylseptums, getrennt bleiben, während die medialen Peribranchialwände sich mehr oder minder dicht an einander lagern. Bei sehr vielen Synascidien fehlt das Dorsalseptum durchaus, und die Cloakenhöhle breitet sich über die ganze Rückenseite des Kiemendarms aus. Es ist das fast immer da der Fall, wo der Verdauungstractus und die übrigen Eingeweide hinter dem Kiemendarm gelegen sind und die Peribranchialräume nur im Bereiche des Respirationsorgans sich finden, ohne in den

mittleren und hinteren Leibesabschnitt hinein zu reichen (vergl. Textfigur 17, p. 158). Aber auch bei solchen Ascidien, bei denen die Eingeweide neben dem Kiemendarm liegen, kann das Dorsalseptum sehr kurz sein, fast vollkommen fehlen (Textfigur 18, p. 158).

Das Dorsalseptum liegt stets im Bereich des hinteren Kiemendarmtheils, hinter der Cloake, und zeigt eine sehr verschiedene Länge. Im Allgemeinen lässt sich feststellen, dass es da eine ansehnliche Ausdehnung gewinnt, wo der Enddarm weit vorn in die Cloake mündet und eine weite Strecke dorsal vom Kiemendarm, in der Medianebene hinzieht. Da der gesammte Verdauungstractus aus einer in die primäre Leibeshöhle

Fig. 117.



Querschnitte durch die Region des Dorsalseptums von *Perophora Listeri*. $^{144}/_{1}$. *A* = Schnitt unmittelbar hinter der Afteröffnung. *B* = Schnitt ein wenig weiter hinten geführt. *a* = Aeusseres Peribranchial- und Cloaken-Epithel; *b* = inneres Peribranchialepithel; *bb* = Blutbahnen; *bg* = Bindegewebe; *c* = Cellulosemantel; *cl* = Cloake; *ec* = Ektodermepithel; *kd* Kiemendarm; *ks* = Kiemenspalten; *m* = Muskelzüge; *p* = Peribranchialräume; *r* = Rectum; *s* = Dorsalseptum; *sl* = Samenleiter.

sich erstreckenden Ausstülpung des embryonalen Kiemendarms hervorgeht, verläuft in jenem Fall das Rectum zwischen den beiden ursprünglichen Peribranchialeinstülpungen. Es kann, wenn es verhältnissmässig umfangreich ist und der Zwischenraum zwischen der dorsalen Kiemenwand und der Leibeswand nicht besonders gross erscheint, in seinem Bereich die Cloakenbildung vollkommen verhindern. Die beiden Peribranchialräume bleiben dann auf der Rückenseite des Thieres von der Medianebene ziemlich entfernt und erscheinen durch den Enddarm und spärliches Bindegewebe, zumeist auch durch die Ausführungsgänge der Geschlechtsapparate, von

einander geschieden (Fig. 1, Taf. VIII). Ob es zweckmässig ist, in diesen Fällen diese mediane Region als ein echtes Dorsalseptum zu bezeichnen, scheint mir fraglich zu sein.

Ist der Enddarm nicht so umfangreich, um den Raum zwischen der dorsalen Kiemenwand und der äusseren Leibeswand ganz auszufüllen, so können die medialen Peribranchialwände dorsalwärts vom Darm sich dicht an einander legen und ein lamellenartiges Septum darstellen. Ventral zu weichen dann die beiden Septenblätter aus einander, um ausser dem Enddarm und Bindegewebe häufig noch Vas deferens und Oviduct sowie Blutbahnen und Muskelfaserzüge zu umschliessen. Eine derartige Bildung beobachtet man z. B. bei *Ciona* (Fig. 8, Taf. XXII), während in anderen Fällen (*Perophora,* Textfigur 117 *B*) das Rectum nicht unmittelbar dem Kiemendarm sich anschmiegt, sondern weiter dorsal zu, ungefähr in der Mitte des Septums verläuft. Gewöhnlich reicht das vordere Ende des Septums bis in die nächste Nähe des Afters, und dieser ragt nur wenig über jenes hinaus, indem er sich zapfenförmig in den Cloakenraum erhebt und dabei von der hinteren Cloakenwand nach Art eines peritonealen Ueberzuges umhüllt wird (Textfigur 117 *A*).

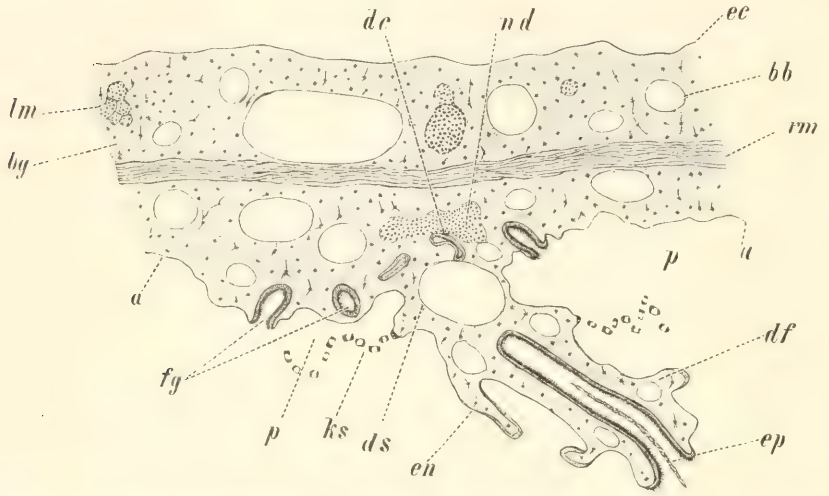
Die an der Bildung des Dorsalseptums sich betheiligenden Peribranchialwände stellen fast stets ein Plattenepithel dar. Nur hin und wieder, gewöhnlich in unmittbarer Nachbarschaft des Darms, werden die kleinen Zellen des Epithels etwas höher, nahezu cubisch. Eine Bewimperung scheint niemals vorzukommen.

Ausser diesem hinter der Cloake gelegenen Dorsalseptum gelangt bei vielen Formen noch ein zweites, als vorderes Dorsalseptum zu bezeichnendes zur Ausbildung. Es liegt, wie der Name andeutet, vor der Cloake, dorsal vom vordersten Kiemendarmabschnitt, und entsteht dadurch, dass die beiden Peribranchialeinstülpungen, nachdem sie zur Cloake dorsal sich vereinigt haben, nach vorn zu jederseits in einen selbstständigen Blindsack auslaufen. Das dorsale Septum, das die vordersten Enden der beiden Peribranchialräume trennt, ist in der Regel nur sehr kurz und zeigt in mehrfacher Beziehung ähnliche Verschiedenheiten wie das hintere. In erster Linie werden die Unterschiede dadurch hervorgerufen, dass mehr oder minder reiche oder spärliche Mengen Bindegewebes, Blutbahnen und Muskelstränge sich zwischen die medialen Dorsalenden der Peribranchialräume einschieben. So findet man z. B. bei *Phallusia mammillata* (siehe Textfigur 118) das Septum ansehnlich breit, während es bei *Styelopsis grossularia* fast gar kein Bindegewebe enthält und, ähnlich wie das Endostylseptum, nur aus den mit einander verklebten epithelialen Peribranchialwänden besteht. Zuweilen erscheint dieses vordere Dorsalseptum dadurch besonders hoch, leistenförmig ausgebildet, dass es sich ventral zu direct in die Dorsalfalte hinein fortsetzt. Während zwischen dem entodermalen Epithel dieser letzteren und dem ektodermalen Peribranchialepithel des Septums an den Stellen, wo rechts

und links die ersten medialen Kiemenspalten durchbrechen, eine scharfe Grenze sich feststellen lässt, besteht eine solche im Bindegewebe nicht, und das Bindegewebe des Septums und der Dorsalfalte erscheinen als ein durchaus einheitliches Gebilde (Textfigur 118).

c) Bei allen Ascidien, bei denen die Peribranchialräume und die Cloake auf den vorderen Leibesabschnitt beschränkt sind und nur den Kiemendarm gürtelförmig umgreifen, während der Verdauungstractus weiter hinten gelegen ist (z. B. unter den Synascidien die Merosomata; vgl. Textfigur 110 *A* u. *B*, p. 448), kommen nur ein dorsales und ventrales Septum vor. Wo aber die Peribranchialräume bis in den hintersten Körperabschnitt reichen und den Verdauungstractus, der zum

Fig. 118.

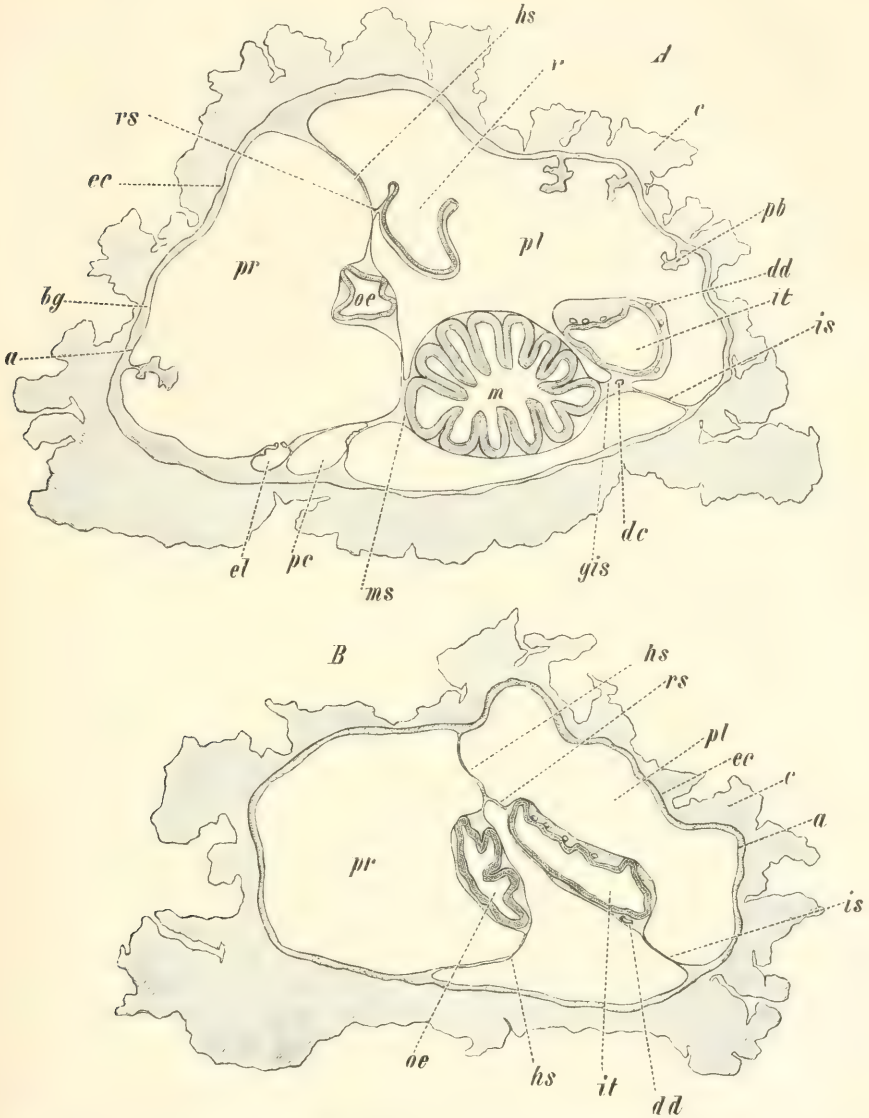


Querschnitt durch die Region des vorderen Dorsalseptums von *Phallusia mammillata*; äusserer Cellulosemantel und Zoochlorellen sind nicht eingezeichnet. $^{35}/_{1}$.
a = Aeusseres Peribranchialepithel; *bb* = Blutbahnen; *bg* = Bindegewebe; *dc* = Flimmergrubencanal; *df* = Dorsalfalte; *ds* = Dorsalseptum; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *en* = Entodermepithel; *ep* = Epibranchialrinne; *fg* = Flimmergruben; *ks* = Kiemenspalten; *lm* = Längsmuskeln; *nd* = Neuraldrüse; *p* = Peribranchialräume; *rm* = Ringmuskulatur.

Theil neben dem Kiemendarm liegt, umschliessen, entwickelt sich zumeist noch ein hinteres Septum, das Hinterwandseptum. Dieses erweist sich als eine directe Fortsetzung der beiden zuerst erwähnten medianen Septa und ist dadurch entstanden, dass die beiden nach hinten zu wachsenden Peribranchialräume in der Medianebene oder nahe dieser hinter dem Kiemendarm an einander stossen und sich mit ihren medialen Wänden an einander legen. In der Regel bleiben aber die Epithelien durch spärliche oder reichere Bindegewebsmassen getrennt, und überdies verläuft in dem Hinterwandseptum der Oesophagus (Textfigur 119) und in manchen Fällen auch theilweise oder ganz der Magen (Textfigur 120),

so dass an den betreffenden Stellen das Septum beträchtlich verdickt erscheint und seine epithelialen Grenzschichten weit aus einander weichen.

Fig. 119.



Querschnitte durch die hintere Körperregion von *Styelopsis grossularia.* $^{32}/_{1}$. *A* ist ein unmittelbar hinter dem Kiemendarmende geführter Schnitt; *B* stammt aus dem hintersten Körperende.

a = Aeusseres Peribranchialepithel; *bg* = Bindegewebe; *c* = Cellulosemantel; *dc* = Endcanal der darmumspinnenden Drüse; *dd* = darmumspinnende Drüse; *ec* = ektodermales Hautepithel; *el* = Eileiter; *gis* = Gastrointestinalseptum; *hs* = Hinterwandseptum; *m* = Magen; *ms* = Magenseptum; *oe* = Oesophagus; *pb* = Parietalbläschen (Endocarps); *pc* = Pericardium; *pl* = linker; *pr* = rechter Peribranchialraum; *is* = äusseres Intestinalseptum; *it* = Intestinum; *r* = Rectum; *rs* = Rectalseptum.

Selbst wenn nur spärliche Mengen Bindegewebe im Septum sich finden, ist dieses fest und resistent genug, um auch in weniger gut conservirten Exemplaren leicht nachweisbar zu bleiben. Fehlt aber das Bindegewebe und besteht das Septum nur aus feinen Plattenepithelien, so reissen diese überaus leicht entzwei, und die Untersuchung giebt oft keine sichere Auskunft, ob ein vollkommenes Septum oder nur einzelne trabekelähnliche Stränge vorhanden waren. Ich möchte glauben, dass bei alten Thieren auch im lebenden, unverletzten Zustand zuweilen eine derartige Auflösung der Septa eintreten kann. Bei alten Individuen von *Botryllus violaceus* z. B. fand ich zumeist nur ein unvollständiges Septum, weil umfangreichere Perforationen eingetreten waren (vgl. Textfig. 120 *A* und *B*). Dadurch wird es unausführbar, den rechten und linken Peribranchialraum überall im hinteren Leibesabschnitt scharf aus einander zu halten; und wie weiter vorn im dorsalen Cloakenraum, fliessen also auch weiter hinten stellenweise die beiden Peribranchialhöhlen in einander.

b. Die Secundärsepten.

Die ganz von Faltungen der Peribranchialwände begrenzten Secundärsepta entstehen dadurch, dass der Verdauungstractus, wenn er auf frühen embryonalen Stadien vom Kiemendarm durch Ausstülpung sich bildet, von der inneren Peribranchialwand nach Art eines peritonealen Ueberzugs umhüllt wird. Dabei legt sich der epitheliale Ueberzug nicht vollkommen dicht an das Darmepithel an, sondern zwischen beiden ruht trennendes Mesenchymgewebe, das von kleineren Blutbahnen durchsetzt ist. Gewöhnlich ist dieses Bindegewebe sowohl mit der Darmwand wie mit dem Peribranchialepithel so innig verwachsen, dass ein Freipräpariren der einzelnen Schichten gar nicht oder nur schwer ausführbar ist, und daher hat man vielfach in älteren, freilich auch noch in ganz neuen Schriften Mesenchym und epithelialen Ueberzug dem Darmcanal zugerechnet und diesen als dreischichtig bezeichnet (vgl. hier Textfiguren 119 und 120). Ausser diesen vom Peribranchialepithel stammenden Septenbildungen kommen bei manchen Ascidien (*Ciona*) auf den ersten Anblick ganz ähnlich erscheinende, den Verdauungscanal umhüllende Epithelfaltungen und Septa vor, die aber einen ganz anderen Ursprung und daher eine andere Bedeutung haben. Sie sind im folgenden Kapitel in dem den Perivisceralraum behandelnden Abschnitt näher beschrieben, und es wird sich dort zeigen, dass die Höhlung, in der die Eingeweide grösstentheils liegen, von membranartigen Epithelien umgrenzt wird, die vom entodermalen Kiemendarm aus entstanden sind. Es lag zwar die Annahme nahe, dass bei Botrylliden und gewissen Cynthideen (*Styelopsis*) die ähnlich erscheinenden Faltungen eines Plattenepithels auch in der gleichen Weise sich bilden möchten wie bei *Ciona*, bei der die Ontogenie genau untersucht ist, allein aus dem Bau der ganz entwickelten Thiere lässt sich das nicht feststellen, und die den Darm umhüllenden Epithelien gehören den Peribranchialwänden zu.

Diese secundären Septen verhalten sich in den verschiedenen Ascidiengruppen sehr verschieden, und im Wesentlichen werden ihr Auftreten und Verlauf durch die Lage und Beschaffenheit des Darms bedingt. In der vorliegenden Literatur finden sich über sie nur ausnahmsweise genauere Angaben, so dass ich ausser Stande bin, hier verschiedene Typen der Septenausbildung aufzustellen, und mich darauf beschränken muss, die wichtigsten Faltungen anzuführen.

Da der Oesophagus zumeist in der Medianebene oder dieser nahe verläuft, liegt er in dem primären Hinterwandseptum eingeschlossen. Er kann dabei bald die eine, bald die andere Peribranchialwand stärker vorwölben, ohne aber noch ein besonderes, von dem Primärseptum entspringendes secundäres zu erzeugen. Nur sein hinterstes Ende tritt, je nach der Lage der Darmschlinge, rechts oder links aus dem Hinterwandseptum hervor und in das den Magen umschliessende Magenseptum (mésogastre Julins') ein.

Wenn der Magen der Medianebene noch sehr nahe liegt, ist ein besonderes Magenseptum noch gar nicht ausgebildet oder nur kaum angedeutet als eine mehr oder minder weit in den Peribranchialraum vorspringende Ausbuchtung des Primärseptums (Textfigur 120). Ist aber der Magen stärker seitlich verschoben, so tritt auch das Magenseptum als eine besondere Bildung, durch die der Magen am Primärseptum befestigt wird, immer mehr hervor (Textfigur 119 *A*). Seine Länge variirt; zuweilen erstreckt es sich nur über einen Theil der Magenlänge, zuweilen greift es auf den Mitteldarm, beziehungsweise das Intestinum über. Es bleibt ungewiss, ob ein kurzes Magenseptum immer nur aus eingetretenen Resorptionsvorgängen zu erklären ist, oder überhaupt nur in geringer Ausdehnung angelegt worden und nicht gewachsen ist.

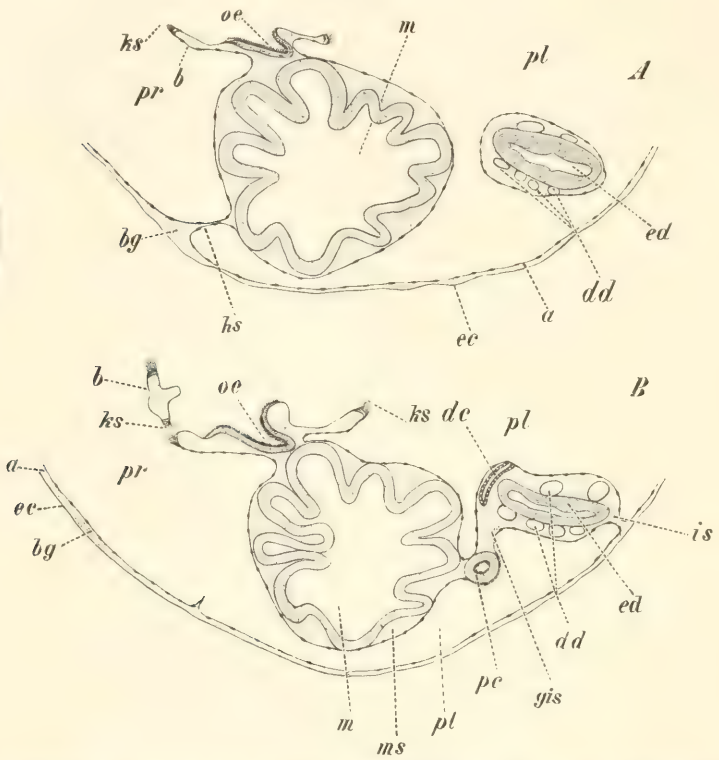
So wie das Magenseptum den Magen, befestigt das Rectalseptum den Enddarm am primären Dorsal- oder Hinterwandseptum. Verläuft, wie es allerdings sehr häufig vorkommt, das Rectum ziemlich genau in der Medianebene, so gehört es ganz in den Bereich des Primärseptums, zuweilen in ähnlicher Weise, wie es der Oesophagus thut, unsymmetrische Hervorwölbungen hervorrufend. Oft aber liegt der ganze Endabschnitt des Darmes nur im Bereiche des einen — meist des linken — Peribranchialraums, ganz von einer Falte der medialen Wand umhüllt und an dieser durch ein Septum befestigt (Textfigur 119 *A*). Dieses Rectalseptum kann sich recht weit auf den vorderen Theil des Enddarms und Intestinums erstrecken und bei zunehmender Entfernung des Darmschlauchs von der Medianebene eine immer ansehnlichere Breite gewinnen (Textfigur 119 *B*).

Zwischen dem Magen und dem Intestinalast der Darmschleife breitet sich das Gastrointestinalseptum aus (ligament intestino-pylorique von Lacaze-Duthiers und Delage). In ihm verläuft das Pylorus-coecum und der Canal der darmumspinnenden Drüse, der von Bindegewebe und Blutbahnen umgeben wird. Dieses Septum scheint überall

nur kurz zu sein und im Bereiche des vordern Magenabschnitts zu fehlen (vgl. Textfiguren 120 *A* und *B*).

Von grosser Wichtigkeit ist das Intestinalseptum (mesentère Julins'), das den ganzen aufsteigenden Ast der Darmschleife oder mindestens seinen grössten Theil an der Leibeswand befestigt. Sein oft nicht ganz leicht zu erkennender Verlauf hängt eng mit der Gestalt der Darmschlinge zusammen. Das Septum ist oft sehr zart, von nur sehr

Fig. 120.



Frontale Längsschnitte durch den hinteren Körperabschnitt von *Botryllus violaceus*. $^{85}/_{1}$. *a* = Aeussere, *b* = innere Peribranchialwand; *bg* = Bindegewebe; *dc* = Endcanal der darmumspinnenden Drüse; *dd* = darmumspinnende Drüse; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *ed* = Enddarm; *gis* = Gastrointestinalseptum; *hs* = Hinterwandseptum; *is* = Intestinalseptum; *ks* = Kiemenspalten; *m* = Magen; *ms* = Magenseptum; *oe* = Oesophagus; *pc* = Pyloruscoecum; *pl* = linker, *pr* = rechter Peribranchialraum.

spärlichem Bindegewebe durchsetzt, gleichzeitig aber zuweilen ziemlich breit (Textfigur 119). Auch im lebenden Thiere scheinen sich im Alter häufiger Perforationen zu entwickeln, und bei der Conservirung reissen überdies leicht auch vollständige Ligamente ein. Möglicher Weise wird aber vielleicht auch bei manchen Formen das Intestinalseptum überhaupt nicht als eine vollkommen einheitliche, zusammenhängende Lamelle angelegt.

Ausser diesen mit dem Darmtractus zusammenhängenden Septenbildungen treten noch andere Faltungen der Peribranchialwand auf, die sich septenähnlich gestalten. Ueberall, wo die Geschlechtsorgane im Bindegewebe der Leibeswand neben den Peribranchialräumen entstehen und deren Aussenwandungen, von denen sie umhüllt werden, vor sich hertreiben, entwickeln sich Bildungen, die als Genitalsepta bezeichnet werden können. Ihre Gestalt steht in vollster Abhängigkeit von der der Geschlechtsdrüsen und erweist sich daher überaus mannigfaltig. Sind zahlreiche isolirte Geschlechtsorgane vorhanden, so finden sich auch zahlreiche meist birnförmige Septa (Figur 5, Tafel VIII); sind die ersteren traubenförmig, so sind es auch die letzteren. Bei *Styelopsis* bildet sich ventral rechts aus der äusseren Peribranchialwand ein bandförmiges Genitalseptum, weil die Zwitterdrüse sehr lang cylinderförmig gestaltet ist und, umgeben von Bindegewebe und dem Epithelüberzug, sich tief in die rechte Peribranchialhöhle einsenkt (Fig. 1, Taf. XXII).

Im Anschluss an die Darstellung der von den Peribranchialwänden gebildeten primären und secundären Septen muss an dieser Stelle auf eine eigenartige Septenbildung hingewiesen werden, die bei *Ciona* auftritt und mit der Entwickelung der Perivisceralhöhle im hinteren Körperabschnitt im Zusammenhang steht. Die Vorderwand dieser aus einer paarigen Ausstülpung des Kiemendarms entstandenen Perivisceralhöhle legt sich ziemlich dicht an die Hinterwände der Peribranchialräume an, nur durch sehr spärliche Bindegewebsmasse von diesen getrennt. So entsteht das quer verlaufende Peritonealseptum oder die Peritoneallamelle (lame péritonéale Roule's). Dieses Septum hat eine ganz bedeutende Ausdehnung (siehe Textfigur 123, p. 517) und setzt sich aus drei Schichten zusammen, von denen nur die vorderste vom ektodermalen Peribranchialepithel gebildet wird. Die Mittellage ist mesodermalen Ursprungs, die hintere wird vom flachen Epithel der vorderen Perivisceralhöhlenwandung dargestellt.

2. Die Trabekel.

Die Trabekel wurden schon von Savigny beobachtet und richtig gedeutet als „ligamens servant à fixer les branchies à la tunique charnue". Sie stellen röhren- oder balkenförmige Gebilde dar, die die Peribranchialräume und die Cloakenhöhle durchsetzen, indem sie sich zwischen der äusseren und inneren Wand dieser Höhlungen ausspannen. Sie entwickeln sich, worauf schon oben (p. 427) hingewiesen wurde, nicht nur von der äusseren ektodermalen Kiemenwand oder dem inneren Peribranchialepithel aus, sondern auch die äussere Peribranchialwand betheiligt sich an ihrer Bildung. Wie weit der Antheil der einen und der anderen Schicht reicht, lässt sich nicht feststellen. Am äusseren und inneren

Ende des ausgebildeten Trabekels ist kein constanter Unterschied des Epithels wahrzunehmen, der auf den Ursprung aus dieser oder jener Peribranchialwand hindeuten würde, und auch die Untersuchung der Embryonalentwickelung hat bisher keine sichere Entscheidung gebracht. Die vergleichend anatomische Betrachtung der verschiedenen Ascidien lehrt uns eine vollständige Reihe verschiedener Ausbildungsstufen der Trabekel kennen, die mit ausserordentlich einfachen Stadien anhebt und mit ziemlich complicirten abschliesst.

Im einfachsten Fall bildet der ganze Trabekel einen feinen Zellstrang, der die beiden Peribranchialwände verbindet. Gewöhnlich erstreckt er sich in einer geraden Linie, wenigstens im voll ausgestreckten Thier; wenn aber bei starker Contraction der Leibesmuskulatur das Volumen des Peribranchialraumes sich verändert und seine Wände sich nähern, erhält er Ein- und Ausbuchtungen und erscheint geknickt und gebogen. Da, wo der Trabekel sich den Peribranchialwänden verbindet, erweitert sich der Strang trichterförmig zu einer Röhre, die allmählich, ohne scharfe Grenzen in das Peribranchialepithel übergeht (Fig. 4, Taf. XXII).

Am häufigsten, wenigstens bei den kleineren Arten, stellt der ganze Trabekel eine dünne Röhre dar, deren Wand von einem feinen Plattenepithel gebildet wird. Das Lumen ist nicht immer an allen Stellen gleich weit, stets aber sehr eng, oft nur so fein, dass die Blutzellen kaum hindurchtreten können. An beiden Enden des Trabekels erweitert es sich trichterartig, um in die Blutbahnen des Kiemendarms beziehungsweise der Leibeswand überzugehen (Fig. 3, Taf. XXII).

Oft erscheint der Trabekel, obwohl er noch im Wesentlichen auf der gleichen Ausbildungsstufe steht, beträchtlich grösser und stärker. Sein Epithel ist dicker, stellenweise cubisch und selbst cylindrisch, sein Lumen weiter, und überdies liegt an der Innenseite der Wand eine feinere oder dickere Gallertschicht, die die centrale Blutbahn umgrenzt (Fig. 5, Taf. XXII). Zunächst scheinen Bindegewebszellen in dieser Gallerte noch vollständig zu fehlen, und nur bei den Arten, bei denen die Gallertmasse verhältnissmässig reich entwickelt ist, gewinnt sie das Aussehen eines zellenhaltigen homogenen oder faserigen Bindegewebes.

Bei den grösseren Monascidien (*Phallusia*, *Ascidia*) erlangen die Trabekel einen viel complicirteren Bau. Die epitheliale Aussenwand wird stellenweise zu einem ansehnlich dicken Cylinderepithel, das aber bei aller Mächtigkeit stets seine Einschichtigkeit bewahrt, während sich an anderen Orten noch cubische und ziemlich flache Zellen finden. Vor allem ist es aber das Mesenchym, das eine reichere Differenzirung erkennen lässt. Neben meist nur spärlichen Bindegewebszellen treten Muskelstränge auf, deren Anordnung und Verlauf zahlreiche Modificationen zeigen. Oft beobachtet man nur längs verlaufende Muskelzüge, selten nur circuläre; in den besonders grossen Trabekeln treten beide Arten auf, häufig in ganz regelmässiger Gruppirung: eine äussere dickere, eine innere zartere Ringmuskelschicht, dazwischen regelmässig verlaufende,

sehr mächtige Längsfaserzüge. Da, wo das Mesenchym ein derartig complicirtes Aussehen zeigt, trifft man auch in der Regel ausser einer grösseren centralen Blutbahn zahlreiche kleinere, die in unregelmässiger Vertheilung zwischen den Muskelsträngen verlaufen (Fig. 6, Tafel XXII, Textfigur 106 *A*, p. 435).

Diese verschiedenen Typen der Trabekel sind durchaus nicht immer bestimmten Arten oder gar Gattungen eigenthümlich, sondern neben den grossen, höchst entwickelten trifft man in demselben Thier fast immer auch einfacher gebaute, die von den andern mehr oder minder weit verschieden sind, zuweilen sogar den primitivsten Typus aufweisen. Daraus ergiebt sich schon, dass diesen Gebilden für die Beurtheilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Ascidien unter einander eine erheblichere Wichtigkeit nicht zukommt.

Die Gestalt der Trabekel ist nicht immer einfach röhrenförmig oder an beiden Enden trichterförmig erweitert. Bei *Pelonaea* sind die Trabekel pyramidenähnlich, die breite Basis der Kiemenwand verbunden, das feine Ende mit der äusseren Peribranchialwand verwachsen, und bei gewissen Contractionen der Muskeln der Kieme bilden sich eigenthümliche, von der Basis der Trabekel ausgehende, scharfkantige Faltungen an der Kiemenwand, die Forbes als beständige Gebilde betrachtet hat, während sie nach Kupffer (1874) im ausgestreckten Thier gänzlich fehlen. Zuweilen erscheint umgekehrt das äussere Trabekelende beträchtlich erweitert, an der Basis krausenartig gefaltet. Mitunter ist der Grund davon der, dass ein Trabekel aus einem Parietalbläschen so entspringt, dass dieses von dem ersteren nicht scharf abzugrenzen ist und wie sein erweiterter, umgeformter Aussentheil erscheint.

Die Anordnung und Vertheilung der Trabekel im Peribranchialraum sind häufig sehr regelmässig, indem die grösseren und stärkeren Organe ausnahmslos an den breiten Quergefässen erster und manchmal auch zweiter Ordnung der Kiemen entspringen und daher in Querreihen stehen. Sind neben den grossen Trabekeln noch kleinere vorhanden, so können auch diese in denselben Querreihen angeordnet sein: zumeist aber verbinden sie sich mit den interspiracularen Transversalgefässen 3. Ordnung oder auch, ganz unregelmässig angeordnet, mit verschiedenen interspiracularen Längsgefässen des primären Gitterwerks der Kieme.

Zuweilen entspringen mehr oder minder regelmässig gruppirte Trabekel unmittelbar am Anusrand, durchsetzen den Cloakenraum, um auf diese Weise das Rectalende besonders an der Leibeswand zu befestigen (*Polycarpa tuberosa*).

Die physiologische Bedeutung der Trabekel ist eine zweifache. Zunächst dienen sie, wie schon oben (p. 427) für die kleinen, nur die Leitfalten der Kieme durchsetzenden Balken angedeutet worden ist, als Stützorgane, die bestimmt sind, die Peribranchialräume klaffend zu erhalten, indem sie eine Annäherung ihrer Wände erschweren. Daher trifft man sie besonders häufig in den Theilen der Peribranchialräume

und der Cloake, in welchen bei Synascidien und manchen Monascidien die Eier und Embryonen ihre Entwickelung durchlaufen, denn diese müssen vor dem Druck der umgebenden Organe, der bei den Contractionen der Leibesmuskulatur ausgeübt wird, nach Möglichkeit geschützt werden. In einer sehr anschaulichen Weise zeigen diese Verhältnisse die als Bruträume functionirenden Peribranchialabschnitte der *Clavelina* und *Styclopsis*, bei denen Embryonen, geschwänzte Larven und gelegentlich sogar kleine festsitzende Larvenstadien zwischen einem Trabekelgerüst gesichert ruhen.

Während die soliden strangförmigen Trabekel lediglich diese Aufgabe als Stützorgane zu erfüllen haben, tritt für die hohlen, röhrenförmigen als eine zweite Function die hinzu, dass sie als Blutleiter dienen. Die Blutbahnen, die sie enthalten, stellen auf den kürzesten Wegen Verbindungen zwischen den Gefässen der Leibeswand und denen der Kieme her und sind daher auch stets von einem bald in dieser, bald in jener Richtung fliessenden Blutstrom durchsetzt. Französische Forscher haben daher die Trabekel auch „trabecules vasculaires“ oder „sinus dermato-branchiaux“ (Roule) genannt.

3. Die Endocarpen oder Parietalbläschen.

Bei Cynthideen und einigen Ascidiiden und Polystyeliden (z. B. *Goodsiria pedunculata*, *G. coccinea*, *Synstycla incrustans*) bilden sich an der äusseren Peribranchialwand sehr verschieden gestaltete, in die Peribranchialhöhle hineinragende Organe aus, die zuerst von Kupffer (1874) als Endocarpen bezeichnet wurden. Gesehen hat sie zwar schon Savigny, denn er beobachtete, dass bei gewissen Cynthideen neben den die Geschlechtsproducte enthaltenden Bläschen zahlreiche andere vorkämen, die gefaltete, schlaffe Wandungen zeigten und weder Eier noch Spermatozoen enthielten. Kupffer's Bezeichnung hat sich bald eingebürgert und wird von deutschen und englischen Autoren fast ausnahmslos angewendet. Roule nannte die in Frage stehenden Gebilde vésicules du derme, Lacaze-Duthiers und Delage führten den sehr zutreffenden Namen Parietalbläschen, vésicules pariétales, ein.

Der Bau der Parietalbläschen ist im Wesentlichen überall der gleiche: eine Einstülpung der äusseren Peribranchialwand bildet die äussere epitheliale Begrenzung, eingewuchertes Bindegewebe und Blutbahnen erfüllen das Innere des Organs. Verschieden hohe Ausbildungsstufen werden demnach einmal durch das Verhalten des Epithels und zweitens durch die Beschaffenheit des Mesenchyms bedingt.

Im einfachsten Fall sind die Endocarpen kleine, zapfenförmige Ausstülpungen, die nahezu ganz glatte oder nur wenig gerunzelte Wandungen besitzen, nur sehr spärliches Bindegewebe enthalten und meist nur eine centrale Blutbahn führen. Diese letztere stellt einen Seitenzweig oder eine lacunäre Erweiterung einer Blutbahn der Leibeswand dar und ist im contrahirten Thier gewöhnlich mit Blutzellen und Flüssigkeit prall

gefüllt (*Ascidia mentula*, *Phallusia*). Die Epithelwand gleicht histologisch durchaus dem übrigen Peribranchialepithel, nur dass sie gelegentlich aus ein wenig dickeren und etwas höheren Zellen zusammengesetzt erscheint. Diese winzigen Parietalbläschen sind oft kaum von solchen Einfaltungen zu unterscheiden, die vorübergehend lediglich durch besonders starke Leibescontractionen hervorgerufen werden. Sie gleichen in hohem Maasse den Papillen, die bei *Phallusia* und anderen Ascidien im vordersten Kiemendarmabschnitt auftreten und die oben (p. 327) beschrieben wurden.

Complicirter gestalten sich die Endocarpen, wenn die Peribranchialeinstülpung umfangreicher wird und sich in einfachere oder krausenartig gewundene Falten legt. Das Aussehen des Epithels wechselt dann an den verschiedenen Stellen, indem die Zellen mehr oder minder flach, cubisch oder auch cylindrisch sein können. Vor allem aber zeigt das Verhalten des Mesoderms und der Gefässe in den Parietalbläschen grosse Verschiedenheiten, und zwar betreffen die Unterschiede meist auch die verschiedenen Gebilde eines Thieres. Die Menge des eingewucherten Bindegewebes ist je nach der wechselnden Grösse der Endocarpen sehr variabel, stets aber, und zwar besonders in den grossen Organen, erscheint die Masse locker, schwammartig, in Folge der zahlreichen Blutbahnen. Diese stellen ein lacunäres, nur stellenweise von einem Endothel begrenztes, mehr oder minder reich verästeltes Röhrensystem dar, das hin und wieder bläschenartige Erweiterungen aufweist (Fig. 7 u. 9, Taf. XXII). Man wird nicht leicht zwei Endocarpen auffinden, die in allen Details einander vollkommen gleichen.

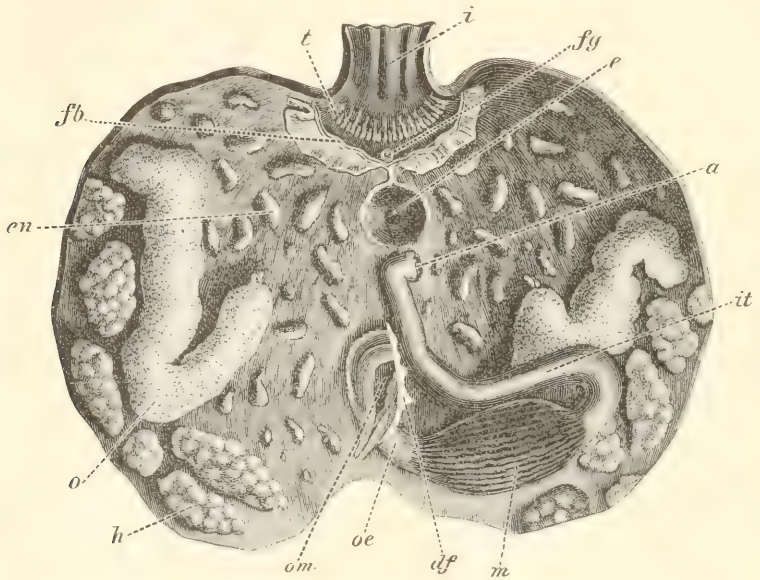
Die Gestalt der Parietalbläschen zeigt, wie schon aus der Darstellung des histologischen Baues hervorgeht, sehr beträchtliche Verschiedenheiten, selbst in ein und demselben Thiere. Vorherrschend ist die birnförmige; das Organ gleicht dann einer gestielten Blase, die auf dünnem Stiel der Leibeswand aufsitzt. Das freie, kolbenförmige Ende weicht häufig von einer kugelähnlichen oder eiförmigen Grundform sehr erheblich ab; es gestaltet sich kammförmig geradgestreckt oder ziemlich erheblich gekrümmt, wurst- oder bohnenförmig und ist dann an der Basis meist nur wenig eingeschnürt. Zuweilen erhebt es sich auch keulenförmig über die Peribranchialwand und erinnert dann an eine erst unvollkommen entwickelte Endocarpbildung (z. B. *Polycarpa rustica*). Hin und wieder platten sich die Organe mehr oder minder stark ab und erhalten fast blattähnliche Gestalt (*Styela aggregata*, *Dendrodoa lineata*). Manchmal zerfallen sie in eine Anzahl unvollkommen getrennter Lappen (vgl. für *Cynthia papillosa* Fig. 9, Taf. XXII) und erscheinen selbst traubenförmig.

So wie die Gestalt variirt auch die Grösse der Parietalbläschen. Die kleinsten, am primitivsten gebauten messen nur geringe Bruchtheile eines Millimeters und sind mit dem blossen Auge kaum wahrzunehmen. Aber schon da, wo sie nur 0,5—1 mm gross sind, fallen sie sofort bei der Präparation auf (*Cynthia sigillata*, *Forbesella tesselata*, *Styela variabilis*, *Polycarpa tuberosa*, *Stolonica aggregata*, *Heterocarpa glomerata*),

um so mehr natürlich, wo sie 1 mm überragen (*Styela armata*) und 2 oder 3 mm (*Polycarpa varians*, *P. rustica*) und selbst mehr als 4 mm (*Microcosmus spinosus*) messen.

Die Parietalbläschen treten manchmal schon durch eine besondere Färbung hervor. Zumeist sind sie freilich wenig auffallend getönt, grau oder auch ziemlich hell, fast weiss (*Polycarpa comata*). Sind aber alle oder fast alle anderen Organe abweichend gefärbt, z. B. roth, wie bei *Styela armata* (Textfigur 121), so werden die grauen Endocarpen natürlich besonders hervortreten müssen. Zuweilen unterscheiden sich die Parietalbläschen nur wenig von den Geschlechtsorganen, so dass sie von älteren Autoren mit diesen verwechselt werden konnten, meist aber sind sie dem Kundigen leicht kenntlich.

Fig. 121.



Anatomie der *Styela armata* nach Entfernung des Kiemendarms. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage). $^5/_1$.
a = Anus; *df* = Hinterende der Dorsalfalte; *e* = Egestionsöffnung; *en* = Endocarps; *fb* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube; *h* = Hoden; *i* = Ingestionsöffnung; *it* = Intestinum; *m* = Magen; *o* = Ovarium; *oe* = Oesophagus; *om* = Eingang in den Oesophagus; *t* = Mundtentakel.

Die Organe können überall im ganzen Bereich der Peribranchialräume und der Cloake vorkommen; sie fehlen auch oft nicht in der unmittelbaren Umgebung der Egestionsöffnung, manchmal sitzen sie gerade hier, wenn auch nicht ausschliesslich, so doch besonders zahlreich (*Dendrodoa glandaria*, *Styela rustica*). Manchmal finden sie sich allerdings auch wieder hauptsächlich im hintersten, hinter der Kieme gelegenen Abschnitt (*Dendrodoa lineata*) oder zwischen den Geschlechtsdrüsen (*Styela*

aggregata). Oft scheinen sie annähernd gleichmässig über die ganze äussere Peribranchialwand vertheilt zu sein (Textfigur 121); nur hin und wieder an diesen oder jenen, bei den verschiedenen Individuen einer Art wechselnden Stellen beobachtet man eine dichtere Gruppirung.

Die Zahl der Parietalbläschen schwankt innerhalb sehr weiter Grenzen. Sehr selten ist sie so gering, dass sie nur ungefähr ein Dutzend beträgt oder sogar noch weniger (*Forbesella tessclata*). Zumeist steht die Anzahl der Organe in umgekehrtem Verhältniss zu ihrer relativen Grösse. Sind die Endocarpen im Vergleich zum Gesammtkörper gross, so sind sie fast immer nicht sehr zahlreich. Auch 50—60 Bläschen in einem Thier gelten nur als geringe Zahl (*Microcosmus spinosus*), und auch etwa 100 (*Styela armata, Styelopsis grossularia*) wird man nicht gerade viel nennen dürfen. Bei *Polycarpa varians* steigt die Zahl auf über 200, bei *Cynthia sigillata* auf mehr als 300, und zuweilen finden sich 400 und noch mehr kleine Endocarpen in einem Thier (*Styela variabilis*).

Die individuellen Unterschiede der Endocarpenzahl sind stets erheblich, am bedeutendsten natürlich da, wo normaler Weise besonders viel Bläschen zur Ausbildung gelangen.

Mehrfach hat man den Parietalbläschen eine hohe systematische Bedeutung beigemessen, und auch Kupffer erklärt: „für die Systematik bieten die Endocarpen einen wichtigen Anhaltspunct.“ Indessen glaube ich doch, dass bei der ausserordentlichen Variabilität der Grösse und auch Gestalt der Organe in einem Thier, der Zahl bei den verschiedenen Individuen einer Species, dieses Merkmal nicht überschätzt werden darf. Sind die Unterschiede nicht sehr erheblich und durchgreifend, so wird man wohl fast immer mit individuellen Variationen zu rechnen haben; sind sie es, so wird man vielleicht nicht weiter gehen dürfen, als eine besondere Varietät aufzustellen, denn eine neue Art oder gar Gattung wird meines Erachtens den Nachweis noch anderer unterscheidenden Merkmale fordern. Berechtigt erschiene freilich die Einführung einer neuen Species, wenn die Endocarpen vollständig fehlten, während sie sonst bei der verwandten Art ausnahmslos sich finden; ich glaube aber nicht, dass in einem solchen Fall nicht auch noch andere Unterschiede im Bau vorhanden sein werden.

Als Gattungsmerkmale kommen die Parietalbläschen nicht in Betracht, denn bei verschiedenen Species eines Genus können sie vorhanden sein oder fehlen. Viele *Cynthia* (*C. morus*) haben keine Endocarpen, andere (*C. sigillata*) besitzen sie; in der Gattung *Polycarpa* finden sie sich fast immer, bei *Polycarpa tenera, P. anguinea* Sluit. fehlen sie.

Lange Zeit glaubte man das Vorkommen von Parietalbläschen auf die Familie der Cynthiidae beschränkt. Heller (1874) hat zuerst die gleichen Gebilde bei Ascidiiden (*Ascidia mentula*) nachgewiesen, und sie finden sich mehrfach in dieser Gruppe, allerdings immer nur auf sehr primitiver Ausbildungsstufe. Sie sind hier selbstständig und ganz un-

abhängig von den Cynthideen aufgetreten. Das Gleiche gilt für die Polystyeliden.

Die physiologische Bedeutung der Parietalbläschen ist sehr verschieden beurtheilt worden und bis auf den heutigen Tag in einer allgemein befriedigenden Weise nicht aufgeklärt. Von den älteren Autoren hat Savigny die Endocarpen bei *Cynthia papillata* und bei der *Cynthia pomaria*, die Heller nur für eine Varietät seiner *Polycarpa carians* hält, von den Geschlechtsorganen wohl unterschieden und als „vésicules gélatineuses attachées aux parois internes de la tunique" bezeichnet; bei der *Styela canopus* aber hat er die Parietalbläschen von den Hodenfollikeln nicht abzugrenzen vermocht und beide als „excroissances diverses", deren Bedeutung unbekannt sei, zusammengefasst. Solche Verwechselungen scheinen bei *Styela* und *Polycarpa* mehrfach begangen worden zu sein, und es lässt sich in der That auch nicht in Abrede stellen, dass zwischen Parietalbläschen und gewissen Geschlechtsdrüsen (Polycarpen), die in Rückbildung begriffen sind und ihren Inhalt entleert haben, manche Aehnlichkeiten bestehen. So konnten noch letzthin Lacaze-Duthiers und Delage darüber im Zweifel sein, ob die von ihnen bei *Forbesella tesselata* beobachteten Körperchen abgelöste Hodenläppchen oder Parietalbläschen seien. Diese letzteren sind zuweilen deshalb leicht zu verkennen, weil sie in alten Thieren von der Peribranchialwand sich vollkommen abschnüren und frei in der Peribranchial- und Cloakenhöhle liegen können (*Styelopsis grossularia* nach Julin).

Wenn nunmehr auch die Thatsache sicher steht, dass die Endocarpen in ihrer Function sich von den Geschlechtsorganen ganz verschieden verhalten, da sie niemals Geschlechtszellen führen, so fehlt es doch nicht an Stimmen, die eine gewisse morphologische Gleichwerthigkeit beider Organe behaupten. Eine solche Auffassung stützt sich darauf, dass sehr oft die Hodenläppchen oder auch die kleinen Zwitterdrüsen, die sog. Polycarpen, aus dem bindegewebigen Mesoderm der Leibeswand entstehen und, so wie die Endocarpen, von dem äusseren Peribranchialepithel umschlossen, in die Peribranchialräume hineinragen. Lacaze-Duthiers und Delage sind der Ansicht, dass die Geschlechtsdrüsen und Parietalbläschen aus im Bau vollkommen übereinstimmenden, homologen embryonalen Anlagen hervorgehen, weiterhin aber nach zwei verschiedenen Richtungen hin sich fortentwickeln. Auch Roule (1885) hält beiderlei Organe für homologe Gebilde.

Nachdem man erkannt hatte, dass die Endocarpen keine Geschlechtszellen produciren, musste man ihre physiologische Bedeutung in einer anderen Richtung suchen. Der histologische Bau schien es nahe zu legen, den Bluträumen in den Parietalbläschen die grösste Wichtigkeit beizumessen. Darauf beruht die Auffassung Kupffer's, dass die Endocarpen bestimmt sind, dem durch die Contraction der Hautmuskeln namentlich aus der Leibeswandung verdrängten Blut Abflussräume zu bieten. Daher beobachtet man beim Eröffnen einer lebenden, stark contrahirten

Cynthidee die zwischen den grossen Körpermuskeln in der Leibeswand verlaufenden Blutgefässe ziemlich arm an Blutflüssigkeit, die Lacunen der Endocarpen dagegen erweitert und prall gefüllt. Damit verträgt sich sehr gut die Ansicht Heller's (1877), dass die Anwesenheit der Endocarpen eine zu starke Stauung des Blutes in einzelnen Gefässbezirken verhindere und ein Ausweichen der Blutströme in diesen seitlichen Divertikeln ermögliche.

Dass die Parietalbläschen als Bluträume führende Organe eine gewisse Bedeutung in dem von Kupffer angedeuteten Sinne haben dürften, ist sehr wahrscheinlich. Wichtiger scheinen sie mir aber aus einem anderen Grunde zu sein, wenn man freilich auch ihre physiologische Bedeutung, alles in allem genommen, nicht gerade sonderlich hoch anzuschlagen hat; das möchte sich schon daraus ergeben, das manchen Species bestimmter Gattungen die Organe durchaus fehlen, ohne dass daraus der geringste Nachtheil für sie zu erwachsen scheint. Wie schon Herdman (1882) für die Gattung *Polycarpa* ausführte, scheinen hier die Endocarpen hauptsächlich zum Schutze für die Geschlechtsorgane zwischen diesen zur Entwickelung gelangt zu sein, und ähnlich äussern sich Lacaze-Duthiers und Delage. Diese Forscher glauben, dass die Endocarpen als eine Art elastischer Polster dienen, die die Kiemenwand bei starken Contractionen der Muskulatur stützen und verhindern, sich fest an die Leibeswand anzulegen. Auf diese Weise bleiben stets die Peribranchialhöhlen wenigstens als ein schmaler Spaltraum erhalten und die Athmungsthätigkeit ununterbrochen. Das scheint mir durchaus zutreffend zu sein, und ich möchte nur hinzufügen, dass die Parietalbläschen zum Theil die Stelle der Trabekel vertreten, wenngleich diese letzteren besser als jene die Aufgabe erfüllen können, den Kiemendarm zu stützen und die Peribranchial- und Cloakenräume klaffend zu erhalten. Morphologisch entsprechen die Endocarpen nur den äusseren Abschnitten der Trabekel, da die Kiemenwand sich an ihrer Bildung in keinem Fall betheiligt und sie durchaus vom äusseren Peribranchialepithel umschlossen werden.

4. Die Cloakal- und Pharyngealdrüsen.

Bei *Styela aggregata* var. *americana* (= *Cynthia partita* Stimpson) hat Metcalf (1900) eigenartige Drüsencanälchen beschrieben, die regellos über die ganze Oberfläche des Cloakenraums und des vordersten Kiemendarmabschnittes vertheilt sind. Die Drüsen stellen entweder einfache, schlauchförmige oder am blinden Ende gegabelte Ausstülpungen des Epithels dar, die in das Bindegewebe der Leibeswand hineinragen und mit kleinen Ostien in den Pharynx beziehungsweise in die Cloakenhöhle sich öffnen. Die Canalwand ist nicht an allen Stellen einschichtig, sondern über weite Strecken hin erfolgt oft eine lebhafte Zellwucherung und eine Auflösung der epithelialen Wandungen in vielschichtige, unregelmässige, lockere Zellhaufen, deren Elemente so wie die an den

anderen Stellen der Canälchen secretorische Bedeutung zu haben scheinen. Dieses Proliferiren der Canalwände erinnert lebhaft an die Bildung der Neuraldrüse aus der Wand des Flimmergrubencanals, wie sie in sehr primitiver Form *Julinia* zeigt (s. oben p. 311). So wie es häufig bei der Neuraldrüse zu beobachten ist, bilden auch die Wucherungen der Cloakaldrüsenwände eine spongiöse, drüsige Masse. In ihrem Bau stimmen die in die Cloakenhöhle und in den Pharynx einmündenden Schläuche durchaus überein.

Die physiologische Bedeutung dieser Organe ist unsicher. Andeutungen über die Beschaffenheit des Secrets fehlen; ist ein solches überhaupt vorhanden, so dürfte es leichtflüssig und fast wasserhell klar sein, denn sonst hätte es wohl wahrgenommen werden müssen. Für die Verdauung könnte das Secret kaum von Wichtigkeit sein, denn die Einmündung von Drüsen, die Verdauungssecrete liefern, in die Cloakenhöhle wäre unverständlich, da sich hier nur noch die Kothballen, aber nicht mehr resorptionsfähige Stoffe finden. Metcalf glaubt, dass die Cloakendrüsen eine ähnliche Function ausüben, wie die Neuraldrüse, deren physiologische Bedeutung er aber für ganz unsicher hält. Wenn er das Auftreten der Drüsencanälchen in der Pharynx- und Cloakenwand aus der Mächtigkeit der Leibesmuskulatur dieser *Styela* zu erklären sucht, so ist daran zu erinnern, dass zahlreiche andere Monascidien einen nicht minder entwickelten Hautmuskelschlauch tragen, ohne diese Drüsen zu besitzen.

5. Die morphologische Bedeutung der Peribranchialräume und der Cloakenhöhle.

Die morphologische Bedeutung der Peribranchialräume ist sehr verschieden beurtheilt worden. So lange man mit Metschnikof (1868 69) an eine entodermale Entstehung der Peribranchialräume glaubte und diese aus frühzeitig sich bildenden Divertikeln der Kiemendarmanlage hervorgehen liess, schien eine Uebereinstimmung mit der enterocölen Leibeshöhle der Echinodermen und Würmer nahe zu liegen. Metschnikof selbst wies auf solche Beziehungen hin und betonte im Besonderen die morphologische Gleichwerthigkeit der Peribranchialräume der Ascidien und des Hydrocöls der Echinodermen. Auch das Verhalten des Peribranchialraums und seiner Wandungen im voll entwickelten Thier, wie es oben für eine Anzahl Ascidien beschrieben worden ist, scheint öfters durchaus geeignet, die Ansicht zu unterstützen, dass die Peribranchialhöhlen die Stelle einer secundären Leibeshöhle vertreten. Ich erinnere hier an solche Fälle, in denen der ganze Darmcanal und die übrigen Eingeweide vom Peribranchialepithel wie von einem visceralen Blatt umhüllt und von den Peribranchialräumen wie von einer enterocölen Höhle umgeben werden (s. oben p. 491 und 494 Textfig. 119 und 120). Allerdings ist es nur der hintere Abschnitt der Peribranchialräume, der derartige

Beziehungen zu den Eingeweiden zeigt, während der weitaus grössere vordere seine ursprüngliche Bedeutung bewahrt, den Kiemendarm umgiebt und mit diesem durch die Kiemenspalten in dauernder Verbindung steht. Auf Grund solcher anatomischen Befunde hat auch Della Valle (1881 82) den Peribranchialraum mit einem Enterocöl identificirt und das äussere Epithel als „parietales", die innere Peribranchialwand als „viscerales" Blatt des Mesoderms bezeichnet.

In der Knospenentwickelung entstehen thatsächlich, wie Metschnikof irrthümlich auch für die Embryonalentwickelung angenommen hatte, die Peribranchialräume aus paarigen seitlichen Ausstülpungen des inneren Knospenblattes, und damit erscheinen beim ersten Anblick recht auffallende Aehnlichkeiten zur Enterocölbildung. Es ist aber bereits, und zwar zuerst von Seeliger (1882), nachgewiesen worden, dass die Vorgänge bei der Ascidienknospung nicht ohne Weiteres auf die ursprünglichen phylogenetischen Entwickelungserscheinungen zu schliessen gestatten, weil bei der ungeschlechtlichen Entwickelung sehr tief greifende cenogenetische Processe eingetreten sind. Dadurch, dass die Knospenentwickelung gegenüber der Embryonalentwickelung wesentlich verkürzt ist, rücken solche Vorgänge, die zweifellos phylogenetisch erst spät aufgetreten sind, an den Anfang der gesammten Knospenbildung. Das gilt im Besonderen von der Bildung der Peribranchialräume, die in den Ascidienknospen wenig ursprüngliche Züge mehr erhalten zeigt und daher eine Uebereinstimmung mit der Enterocölbildung nur vortäuscht.

Die Thatsachen der Embryonalentwickelung der Ascidien und vergleichenden Anatomie der Tunicaten geben über die wahre Bedeutung der Peribranchialräume und Cloakenhöhle befriedigenden Aufschluss. Allerdings war es nicht ganz leicht, die eingangs dieses Kapitels (p. 484) kurz erwähnte Entstehungsweise festzustellen. Noch 1884 hatten Van Beneden und Julin behauptet, dass die Wände des Peribranchialraums grösstentheils entodermal seien, und dass nur ein verhältnissmässig kleiner Theil der Cloake aus den paarigen Ectodermeinstülpungen hervorgehe. Diesse Angaben liesen sich bis zu einem gewissen Grade mit der Auffassung, dass die Peribranchialräume Cölomsäcken zu vergleichen seien, wohl in Uebereinstimmung bringen, und daraus erklärt es sich auch, dass Delage und Hérouard (1898) jenen Autoren eine solche Ansicht zuschreiben, obwohl sie thatsächlich einen solchen Schluss nicht gezogen haben. Jedenfalls aber beurtheilt Selys-Longchamps (1900) die geschichtliche Entwickelung der Frage nach der morphologischen Bedeutung der Peribranchialräume nicht zutreffend, wenn er Van Beneden und Julin das Verdienst zuschreibt, zuerst nachgewiesen zu haben, dass die Peribranchialhöhle einer enterocölen Leibeshöhle nicht homolog sein könne. Eine solche Auffassung ergab sich zwar schon aus den Untersuchungen Kowalevsky's (1876), doch wurde erst später von mir (1884, 1893) in einwandsfreier Weise an vollständigen Schnittserien die ectodermale Herkunft der Peribranchialwände festgestellt und

das Organ als eine phylogenetisch verhältnissmässig spät auftretende Bildung erkannt, die sich im engsten Zusammenhang mit dem Kiemendarm allmählich umgestaltet.

Es ist bereits oben (p. 374 u. fg.) ausgeführt worden, in welcher Weise die Vervollkommnung der Ascidienkieme erfolgt, und es ist ohne Weiteres klar, dass gleichzeitig die Peribranchialräume sich ausdehnen müssen, da ihre Innenwandungen sich an der Kiemenbildung betheiligen und das äussere Kiemenepithel darstellen. Eine so umfangreiche Ausbreitung der Peribranchialräume nach hinten, wie sie oben für *Botryllus* und *Styelopsis* erwähnt wurde, lässt sich allerdings aus den Bedürfnissen des Respirationsorgans nicht erklären und muss als eine Besonderheit aufgefasst werden, die in verschiedenen Gruppen bei einfachen und zusammengesetzten Ascidien selbstständig sich hervorgebildet und zur Entwickelung ähnlicher Endformen geführt hat. Diese convergente Entwickelung äussert sich eben darin, dass Darm und Eingeweide vom Peribranchialepithel ganz nach Art von enterocölen Leibeshöhlenepithelien umhüllt werden.

Ueber die complete Homologie der Peribranchialräume und der Cloake bei allen Ascidien wird ein Zweifel nicht bestehen können, gleichgültig, ob diese Organe über grössere oder kleinere Abschnitte des Körpers sich ausdehnen. Der Vergleich mit den Spiracularhöhlen der Appendicularien aber wird erst durch die Embryonalentwickelung der Ascidien erwiesen. Denn bei den Ascidienembryonen treten zunächst zwei selbstständige Ectodermeinstülpungen auf, die rechts und links in der Regel zunächst nur durch zwei Kiemenspalten mit der Kiemendarmhöhle in Verbindung stehen. Diese beiden embryonalen Peribranchialbläschen gleichen durchaus den Spiracularhöhlen der Copelaten, nur dass diese immer nur durch ein Spiraculum in den Kiemendarm sich öffnen. Der unpaare Cloakenraum der Ascidien ist eine in dieser Gruppe erst entstandene Neubildung, die dadurch hervorgerufen wurde, dass die beiden Bläschen sich dorsal zu ausdehnten und median vereinigten, der Art, dass die beiden Einstülpungsstellen zur Bildung der unpaaren Egestionsöffnung zusammentraten (s. oben p. 162).

X. Der Circulationsapparat, Epicard und Perivisceralhöhle.

Die verschiedenen Organe, die in diesem Kapitel behandelt sind, vereinigen sich nicht alle zur Bildung eines einheitlichen Organsystems höherer Ordnung, denn die Epicardial- und Perivisceralhöhle sind im ausgebildeten Thiere stets von den Höhlungen des centralen und peripheren Gefässsystems vollkommen abgetrennt. Bei einer grossen Zahl Ascidien ist das gleiche Verhalten auch auf allen Stadien der Entwickelung zu beobachten. Wenn ich trotzdem das Epicard an dieser Stelle bespreche, so geschieht das lediglich in Rücksicht auf die Angaben Van Beneden's und Julin's, denen zu Folge bei mehreren Gattungen

dieses Gebilde mit dem Herzen und Pericardium aus einer gemeinsamen embryonalen Anlage hervorgehen und längere Zeit organisch verbunden sein soll. In dem die Embryonalentwickelung der Ascidien behandelnden XIV. Kapitel wird man das Nähere über die Entstehung des Herzens nachlesen können.

Das Centralorgan des Circulationsapparates und die sich anschliessenden Gefässstämme haben zwar Heller (1874) und Roule (1884) als die beiden Abschnitte einer einheitlichen Embryonalanlage nachzuweisen versucht, allein in Wirklichkeit besteht eine so innige Beziehung nicht. Herz und Pericardium entstehen vollkommen unabhängig von den Blutgefässen und stellen zuerst ein einfaches oder paariges Bläschen dar, dessen Herkunft aus dem inneren Keimblatt für viele Fälle sicher erwiesen ist. Alle Blutbahnen treten dagegen zunächst als Lacunen im Bindegewebe beziehungsweise in der Gallerte der primären Leibeshöhle auf und erhalten, insofern sie nicht besonderer Wandungen überhaupt entbehren, erst nachträglich eine endotheliale Begrenzung. Es ist daher durchaus unzutreffend, das Herz nur als einen umgebildeten Theil des ventralen Blutgefässes aufzufassen. Da aber die Herzhöhle in gleicher Weise wie die Blutbahnen von der in rhythmischer Bewegung begriffenen Blutflüssigkeit erfüllt ist, wird sich kaum etwas dagegen einwenden lassen, dass diese Organe hier eine gemeinsame Besprechung gefunden haben.

1. Das Herz und Pericard.

Auf frühen embryonalen Stadien stellen Herz und Pericard ein vollständig abgeschlossenes Zellbläschen dar, dessen innere, nach dem Darmcanal zu gekehrte Wand sich gegen die äussere, stark convex gekrümmte einzustülpen beginnt. Indem die Einstülpung immer tiefer wird und gleichzeitig die seitlichen Einstülpungsränder sich einander nähern, um zuweilen ganz miteinander zu verwachsen, entsteht ein doppelwandiges Rohr, das nur an zwei Stellen, vorn und hinten, sich in die primäre Leibeshöhle öffnet. Bei vielen Molguliden schreitet die Herzeinstülpung nicht so weit vor, dass sich die Umschlagsränder aneinander legen, sondern diese bleiben weit von einander entfernt, und das ganze Organ gleicht dann einer doppelwandigen Rinne. Die äussere Wand bildet das Pericardium, die innere das Herz oder Myocard; zwischen beiden liegt die von der Leibeshöhle vollkommen gesonderte Pericardialhöhle, während die Herzhöhle vom Myocard umschlossen wird. Aus dieser Entstehung der Herzwand durch Einstülpung — ein etwas abweichender Bildungsmodus wird in dem die Ontogenie behandelnden Kapitel für *Ciona* mitgetheilt werden — erklärt es sich, dass Myocard und Pericard niemals vollkommen getrennt neben einander bestehen, sondern stets an bestimmten Stellen in einander übergehen (Fig. 2—5, Taf. XXIII). Man hat daher mit Recht das Herz als viscerales Blatt des Pericards bezeichnet (Van Beneden und Julin). Nichtsdestoweniger empfiehlt es sich, in Rücksicht auf

die verschiedene physiologische Bedeutung und auf den verschiedenen histologischen Bau, hier bei der Besprechung Herz und Pericardium in besonderen Abschnitten getrennt zu behandeln.

a. Das Herz.

Das Herz im engeren Sinne wird nur durch die innere Wand des doppelwandigen Organs dargestellt.

Entsprechend der oben erwähnten Entstehungsweise zeigt die Herzwand eine in der Längsrichtung des Schlauches gewöhnlich ziemlich geradlinig verlaufende Sutur; hier geht das Myocard in das Pericard über. Französische Autoren haben die Sutur als „fente cardiaque" bezeichnet, doch ist zu beachten, dass es sich wohl niemals um eine offene Spalte handelt*), sondern dass hier stets die Herzhöhle verschlossen erscheint. Der Verschluss wird in der Regel durch Bindegewebe (Fig. 12, Taf. XXIII) resp. durch eine Mesenchymzellplatte (Fig. 4, Taf. XXIII) bewirkt. Es mag vielleicht auch vorkommen, dass das Epicard direct an den Herzschlitz sich anlegt und diesen schliesst, aber das gewöhnliche Verhalten ist das nicht, wenigstens nicht im ausgebildeten Thier, obwohl Van Beneden und Julin das annehmen. Bei Molguliden scheint zuweilen der Nierensack die weite Herzspalte direct zu bedecken.

Nur am vorderen und hinteren Ende des Herzschlauchs bleiben seine Umschlagsränder in das Pericard mehr oder minder weit klaffend, ohne jemals mit einander zu verwachsen oder durch Bindegewebe verschlossen zu werden. Diese beiden Ostien führen in die beiden grossen, aus dem Herzen entspringenden Blutgefässe, beziehungsweise in die an das Herz sich anschliessenden Blutlacunen. Dass ausser diesen beiden Ostien bei manchen Ascidien noch mehrere andere, seitlich gelegene vorkommen, halte ich für sehr unwahrscheinlich, obwohl Heller (1875) dieses Verhalten für *Ascidia fumigata* abbildet. Zuweilen scheinen allerdings sowohl am vorderen wie hinteren Herzende nicht nur ein, sondern zwei Gefässstämme entspringen zu können. So erwähnt Herdman (1886), dass bei *Colella pedunculata* vorn 2, hinten sogar 3 Gefässe aus dem Herzen hervortreten, und auch bei *Ascidia mentula* (Textfigur 127, p. 539) soll sich nach Heller (1874) ein ähnlicher Gefässursprung finden. Ich möchte aber annehmen, dass auch hier ursprünglich an jedem Ende nur ein Ostium vorhanden war, das entweder nur scheinbar dadurch in mehrere sich zerlegt darstellt, dass 2 oder 3 Gefässwurzeln sich dicht an einander legen und die einheitliche Herzöffnung verdecken, oder dass in der That durch nachträgliche Einschnürungen des Ostiumrandes mehrere getrennte Oeffnungen geschaffen wurden.

*) Meines Wissens behauptet nur Maurice, dass bei *Fragaroides* diese Herznaht offen bleibt, weil sie von dem Epicard nicht überdeckt werde, und dass die Herzhöhle in ihrer ganzen Länge, und nicht nur durch zwei endständige Ostien mit den Lacunen der primären Leibeshöhle in Verbindung steht.

Bei den kleineren und durchsichtigeren Ascidien lässt sich das Herz sehr leicht im lebenden Zustand unter dem Mikroskop beobachten. In den grösseren Thieren kann man es gewöhnlich ohne besondere Mühe durch Präparation freilegen und dann nach verschiedenen Methoden genauer untersuchen; es ist auch hier, so lange es in Thätigkeit steht, an den rhythmischen Pulsationen zwischen den übrigen Eingeweiden leicht wahrzunehmen. In mangelhaft conservirten Thieren mancher Arten ist das Herz nicht immer ganz leicht aufzufinden; immerhin wurde das Organ mit seiner Pericardialhülle bereits 1777 von Dicquemare und später (1815) von Cuvier und Savigny bei einer ganzen Reihe einfacher Ascidien unzweideutig nachgewiesen. Bei den Synascidien, von denen zunächst vornehmlich in Alkohol aufbewahrte Exemplare untersucht wurden, gelang es anfänglich nicht, das Centralorgan des Gefässsystems zu erkennen. Savigny sah es nur bei *Diazona*, nimmt aber wohl an, dass es überall vorhanden sei, denn er betont ausdrücklich „le coeur de ces petits animaux est encore à trouver". Später beobachtete es Lister (1834) bei *Perophora*, aber erst durch Milne Edwards (1839) wurde das allgemeine Vorkommen des Herzens bei den Synascidien festgestellt. Zwar kannte man auch jetzt noch einige Ascidien, bei denen ein centrales Pulsationsorgan gänzlich zu fehlen schien. Das wird z. B. noch in der ersten Auflage dieses Werkes (1862) von Bronn ausdrücklich für die Gattung *Pelonaea* erwähnt, der dadurch allen andern Ascidien gegenüber eine Sonderstellung eingeräumt erscheint. Freilich hat später Kupffer (1874) bei *Pelonaea corrugata* das Herz als ein ansehnlich langes Gebilde zwischen der Darmschlinge nachgewiesen, und gegenwärtig kennen wir keine Species unter den Ascidien, der das Centralorgan des Gefässsystems bestimmt fehlen möchte.

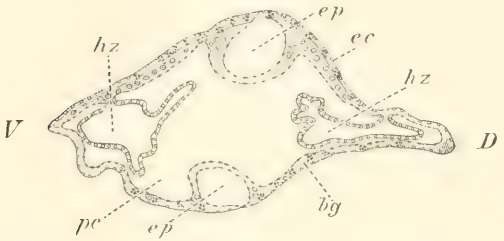
Die Gestalt des Herzens schwankt bei den verschiedenen Gattungen und Arten, wenngleich selbst individuelle Unterschiede auftreten, nur innerhalb gewisser Grenzen und lässt sich stets auf eine langgestreckte oder mehr oder minder stark verkürzte Schlauchform zurückführen. Die Verkürzung kann so weit gehen, dass der Durchmesser des Herzrohres der Länge nahe kommt, ja sie vielleicht gelegentlich noch überragt, während häufig, namentlich bei den grossen Monascidien (*Ascidiiden*), der Herzschlauch so gestreckt erscheint, dass seine Länge den Querdurchmesser des Lumens um mehrere Dutzend Mal übertrifft und mehr als ein Drittel oder gar die Hälfte der gesammten Körperlänge erreichen kann. Das Herz vieler Molguliden gleicht in Folge der ausserordentlichen Weite der Herzspalte nicht einem Rohr sondern einer weit offenen Rinne oder einer stark gebogenen Platte, und erinnert an das Myocard der Appendicularien (Textfigur 133).

Die Axe des Herzschlauchs verläuft in der Regel nur dann in einer geraden Linie, wenn sie verhältnissmässig kurz ist. Zeigt das Herz eine lange Röhrenform, so ist es wohl stets mehr oder minder stark bogenförmig gekrümmt. Häufig läuft dann der Herzbogen dem Aussencontur

des hinteren und ventralen Körperendes ungefähr parallel (*Ascidia aspera*, *Ascidia fumigata*). Zuweilen zeigt er bedeutendere winklige Knickungen, die bei *Ciona intestinalis*, einigen Cynthien und anderen so ausgeprägt sind, dass eine enge Vförmige Schleife entsteht, deren beide Schenkel dicht neben einander liegen (Fig. 1 und 6, Taf. XXIV) und gemeinsam vom Pericardium umschlossen werden (Fig. 7, Taf. XXIII). Bei den Polycliniden ist, wie schon Milne Edwards erkannte, das am hintersten Körperende gelegene Herz stets hufeisenförmig gekrümmt; die beiden Schenkel verlaufen entweder divergierend oder annähernd parallel von hinten nach vorn zu. Auf den Durchschnitten durch die hintere Herzregion findet man daher — abgesehen von dem später zu besprechenden Epicard — beide Herzschenkel getroffen, die, ähnlich wie bei *Ciona*, von einem gemeinsamen Pericard umhüllt werden (Textfigur 122). Auch bei *Diazona, Rhopalaea* etc. ist das Herz u-förmig gekrümmt.

Die regelmässige Schlauchform des Herzens erfährt während der Contractionen der Herzmuskulatur in gesetzmässiger Weise auftretende Störungen. Da die Contractionswellen im Myocard von dem einen Herzende zum anderen vorschreiten und so rasch sich folgen können, dass an einem langen Herzschlauch zuweilen eine zweite und dritte Welle auftreten, bevor die erste noch vollständig abgelaufen ist, erscheint das Herzlumen an den verschiedenen Stellen enger oder weiter, enger an den Stellen der Systole, blasig erweitert, wo die Diastole eingetreten ist.

Fig. 122.



Querschnitt durch das hintere Körperende von *Fragaroides aurantiacum*. (Nach Maurice.) $^{95}/_{1}$.
bg = Bindegewebe; *ec* = Ectodermepithel; *ep* = Epicard; *hz* = Herz; *pc* = Pericard; *D* = Dorsalseite; *V* = Ventralseite.

Vielleicht lassen sich auf diese physiologischen Vorgänge die Angaben mancher Autoren zurückführen, die das Herz aus mehreren hinter einander liegenden Abschnitten zusammengesetzt darstellen. Im Besonderen scheint mir das von *Pelonaca corrugata* zu gelten, bei der nach Kupffer der lange Herzschlauch aus drei nur durch enge Ostien mit einander verbundenen Theilen bestehen soll. Möglicherweise könnte aber immerhin bei der einen oder anderen Form in der That eine persistirende Sonderung des Herzens in zwei oder drei Abschnitte erfolgt sein, obwohl das in Rücksicht auf den stets stattfindenden Wechsel in der Richtung des Blutkreislaufs nicht gerade sehr wahrscheinlich ist.

Nach Heller (1875) befindet sich bei vereinzelten Individuen der *Ascidia mentula* und ziemlich allgemein bei *Ascidia fumigata* am dorsalen Hinterende des Herzens eine rundliche Anschwellung. Ueber die Natur dieser letzteren giebt die leider nur wenig verständliche Darstellung

Heller's keinen genügenden Aufschluss, denn es heisst nur, dass die Anschwellung „im Innern von einem ziemlich festen, runden schwarzen Körper ausgefüllt wird. Dieser Körper besteht aus lamellösen, concentrischen Schichten, die wie die Häute einer Zwiebel über einander gelagert sind."

Vorhöfe, seitliche Divertikel, Klappen oder ähnliche Bildungen sind am Ascidienherzen nicht vorhanden, und die Angaben älterer Autoren über derartige Organe haben sich durchweg als irrthümlich herausgestellt. Das gilt im Besonderen von der Beobachtung Delle Chiaje's, dass am Herzen der grossen Monascidien Klappenapparate vorkämen, die einerseits den Eintritt des Blutes von der „Aorta" in das Herz verhindern und andererseits den Rückfluss des in das Herz bereits eingetretenen Blutes in die zuführenden „Venen" unmöglich machen. Es liegt auf der Hand, dass eine Umkehr des Blutstromes bei derartigen Einrichtungen vollkommen ausgeschlossen wäre, und es konnte daher schon Milne Edwards (1839) für *Ciona intestinalis* den Nachweis führen, dass Herzklappen nicht vorhanden sind. Soweit ich sehe, ist in neuerer Zeit nur bei Larven von *Polycyclus Renieri* ein vorhofähnliches Gebilde am Herzen beschrieben worden, und zwar durch Lahille (1890). Die auf frühen Embryonalstadien einfach röhrenförmige Herzanlage gliedert sich bald in zwei ungleiche Abschnitte. Der grössere pulsirt wie ein gewöhnliches Herz, der kleinere, der Vorhof, ist weniger stark contractil und liegt dem Theil des Gefässsystems zugekehrt, in dem ein geringerer Druck herrscht, d. h. visceral zu, weil die advisceralen Pulse zahlreicher sind als die abvisceralen. Eine Nachprüfung dieser Angaben scheint mir sehr wünschenswerth zu sein.

Die Grösse des Ascidienherzens zeigt sehr bedeutende Unterschiede. Ueber die relativen Grössenverhältnisse gegenüber dem Gesammtkörper finden sich schon im vorhergehenden, die Gestalt behandelnden Abschnitt einige Bemerkungen, aus denen die auffallenden Grössenunterschiede sich ergaben. Da in den Schriften der früheren Autoren bestimmte Zahlen- und Maassangaben über die Grösse des Herzens fast gänzlich fehlen, ist man, wenn die ältere Literatur nicht unberücksichtigt bleiben soll, fast ausschliesslich auf die Abbildungen angewiesen, und diese gestatten sehr oft keine zuverlässigen, eindeutigen Schlussfolgerungen. Ganz abgesehen davon, dass die angewendeten Vergrösserungen häufig nicht erwähnt werden, sind mehrfach auch die Grenzen des Herzens gegen die austretenden grossen Gefässe mit Sicherheit nicht festzustellen.

Bei den kleinen Synascidien, besonders da, wo die Schlauch- oder Cylinderform erst wenig ausgeprägt ist, misst die Längsaxe des Herzens nur Bruchtheile eines Millimeters. Bei den grösseren Ascidien ist das Herzlumen stets bedeutender, und im grossen Ganzen stehen Körpergrösse und Herzgrösse in einem gewissen Zusammenhang, wenngleich Abweichungen und Schwankungen in dem wechselseitigen Verhalten selbst bei verschiedenen Individuen einer Species auftreten. Bei *Clave-*

lina lepadiformis und *Clavelina Rissoana* erreicht der Herzschlauch in circa 3 cm grossen, alten Thieren eine Länge von etwa 5—6 mm. Da, so wie das Herz, auch die Gesammtkörperform dieser Ascidien ungefähr cylindrisch ist, lässt sich das Volumenverhältniss näherungsweise leicht feststellen. In der Voraussetzung, dass das ganze Herzrohr gleichmässig prall gefüllt sei, kann man sein Volumen etwa auf $^1/_{70}$—$^1/_{100}$ des ganzen Leibes bestimmen. Bedeutend länger wird der Herzschlauch bei den grossen Monascidien. Bei *Ciona intestinalis* misst die Schleifenlänge 20, 25 und noch mehr Millimeter, und ähnliche Dimensionen finden sich bei *Ascidia mentula*, *Polycarpa varians*. Bei *Cynthia morus* erreicht die Herzröhre, wie sich aus den von Lacaze-Duthiers und Delage gegebenen Abbildungen entnehmen lässt, eine Länge von mehr als 4 cm.

Die Lage des Herzens ist bei den verschiedenen Arten fest bestimmt, und erheblichere individuelle Variationen sind mir nicht bekannt geworden, wenigstens nicht solche Lageverschiebungen, die ausschliesslich das Herz betreffen. Dagegen muss ich annehmen, dass die bereits oben (p. 451) erwähnten individuellen Verschiedenheiten in der Lage des Darmtractus sich auch auf das Herz beziehen, da die Autoren von einer Verschiebung der „Eingeweide" (viscera) sprechen.

Die Lagebeziehungen des Herzens zum Darmcanal und Kiemendarm scheinen daher keine erheblicheren Schwankungen aufzuweisen. Dies gilt nicht nur von den einzelnen Species, sondern auch von den Gattungen; und selbst innerhalb der meisten Familien ist die Lage des centralen Gefässorgans nur wenig verschieden, zuweilen fast unveränderlich die gleiche bei allen Arten. Für die Familien der Synascidien hat bereits Milne Edwards die Lage des Herzens als ein systematisch wichtiges Merkmal angeführt. Bei den Polycliniden findet sich das Centralorgan stets am hintersten Körperende, im Postabdomen, weit hinter dem Darmcanal und unmittelbar hinter den Geschlechtsorganen. Bei Didemniden, und in ähnlicher Weise bei den Claveliniden, liegt es neben dem Ovarium und neben dem Verdauungstractus im sog. Abdomen, und bei den Botryllliden, bei denen die Sonderung des Körpers in Thorax und Abdomen fehlt, trifft man es noch weiter vorn, dicht hinter dem Kiemendarm, während seitlich von diesem die Geschlechtsorgane liegen. Demnach zeigen, wie Milne Edwards betonte, die Sexualorgane ganz ähnliche Lageverschiedenheiten wie das centrale Pulsationsorgan. Bei den Monascidien trifft man das Herz stets in der Nähe des Darmtractus, entweder innerhalb der Darmschlinge, oder ihr anliegend, bald mehr dem Magen oder Oesophagus, bald dem Intestinum benachbart und den Verdauungstractus auf einer längeren oder kürzeren Strecke begleitend. Cuvier glaubte daher, dass die Lage des Herzens von der des Oesophaguseingangs abhängig sei, doch besteht eine solche Beziehung nur indirect und in beschränktem Sinne.

Von grosser Bedeutung ist die Lagebeziehung des Herzens gegenüber den grossen Hauptblutstämmen des Körpers. Es wird weiter unten

bei der Darstellung des peripheren Gefässsystems näher auseinandergesetzt werden, dass besonders ein grosses ventrales und ein dorsales Sinussystem unterschieden werden müssen. Das Herz gehört dem ersteren an (vgl. Textfigur 125, p. 528), doch liegt es im Allgemeinen wohl nur sehr selten so weit vorn, als es im Schema gezeichnet ist. Fast immer rückt es näher an das hintere Körperende heran, und die Folge ist dann, dass der hintere Theil des ventralen Sinus nur kurz erscheint, oft gar nicht mehr in der Verlängerung des vorderen liegt, sondern gleich dorsal zu umbiegt. Liegt das Herz ganz am Hinterende des Körpers und ist sein hinterer Abschnitt überdies noch dorsal zu oder, wie bei den Polycliniden, sogar hufeisenförmig nach vorn zu gekrümmt, so verlaufen dann auch die aus dem Herzhinterende entspringenden Gefässe nicht mehr auf der Ventralseite nach hinten zu, sondern mehr oder minder dorsal und selbst nach vorn gerichtet (vgl. Textfigur 127).

Der histologische Bau des Myocards. Die Herzwand wird stets von einem einschichtigen Epithel gebildet, das an der inneren, der Herzhöhle zugekehrten Seite Muskelfibrillen entwickelt. Die Fibrillen sind, wie schon ältere Autoren erkannten, quergestreift und liegen sämmtlich in einer Schicht zumeist parallel neben einander. Hin und wieder, wie z. B. bei *Ascidia mentula*, *Ascidia fumigata* am vorderen Herzende, bilden die Fibrillen ein zierliches Netz- oder Gitterwerk, indem sie auseinander weichen, sodass kleine Lücken entstehen, und dann wieder sich mit einander verbinden. Bei mehreren Arten habe ich, wie schon frühere Untersucher (Heller, Roule), feststellen können, dass die Fibrillen in der Richtung der Längsaxe des Herzschlauchs von einem Ostium gegen das andere zu verlaufen. Doch ist dieser Verlauf der Fibrillen nicht überall nachzuweisen. Häufig sind die Fibrillen mehr oder minder schräg, zuweilen fast genau transversal zur Längsaxe des Herzschlauchs gerichtet, oder sie umkreisen diese in Spirallinien. Diese Verschiedenheiten scheinen mir sehr bemerkenswerth zu sein, denn meines Erachtens müssten damit wahrscheinlich auch gewisse Unterschiede in der Art und Weise der Contraction des Myocards verbunden sein, die bisher nicht beachtet wurden.

Ist das Organ nur klein, so sieht man zuweilen leicht, wie die Fasern durch die ganze Länge hindurch reichen, und das mag gelegentlich vielleicht auch in grossen Herzschläuchen der Fall sein, wo der ganze Fibrillenverlauf weniger leicht zu übersehen ist. Oefters sind aber die Fibrillen immer nur kurz und erstrecken sich nur durch eine spindelförmige Zelle hindurch. Ich kann aber die gleiche Angabe von Van Beneden für *Clavelina* nicht ganz bestätigen, denn viele Fibrillen besitzen eine recht ansehnliche Länge, und auswärts von ihnen liegen im Bereiche einer Faser häufig mehrere, und nicht nur ein Myocardzellkern. Ueber die feinere Structur der Fibrillen findet man einzelne Angaben bei Roule (1884) und Van Beneden und Julin (1886), doch wären immerhin noch genauere Untersuchungen erwünscht.

Nach der Seite der Pericardialhöhle zu liegt über der Fibrillenschicht das Sarcoplasma, das die Kerne führt. Van Beneden und Julin haben diese Schicht vielleicht nicht sehr zweckmässig Ectocard genannt und die Bezeichnung Myocard auf die Fibrillenschicht beschränkt. Es ist schon früher (Roule) aufgefallen, dass die Herzwand je nach den verschiedenen Contractionszuständen ein verschiedenes Aussehen zeigt, dass sie da, wo die Systole eingetreten ist, beträchtlich dicker erscheint als an den Stellen, an denen sie sich in der Diastole befindet. Aus der Vergleichung der Figuren 7—9 und 12, Tafel XXIII lässt sich entnehmen, dass bei *Ciona intestinalis* die Unterschiede in der Dicke der Herzwand das 4—6fache, ja gelegentlich noch mehr, betragen können. Während in der uncontrahirten Herzwand die Kerne in einer Schicht in grösseren Entfernungen neben einander liegen und das Sarcoplasma nur eine flache Platte darstellt, die gelegentlich über den Kernen buckelförmig verdickt erscheint, sieht man die contrahirte Muskelwand ihr Sarcoplasma in hohen, unregelmässigen Vorsprüngen gegen die Pericardialhöhle zu vorstülpen, indem die Kerne sich gegen einander zu mehrschichtigen Lagen verschieben können. Im Sarcoplasma lassen sich bei Anwendung geeigneter Methoden zumeist die Grenzen der Muskelzellen deutlich nachweisen. Ich möchte nicht unterlassen, zu erwähnen, dass Methylenblaulösungen (0,1 g in 100 g Aq. dest.) hier sowie in zahlreichen anderen Fällen ein überaus geeignetes und leicht anwendbares Mittel sind, um die Zellgrenzen zur Anschauung zu bringen. In den feinen Endothelien des Pericards, der grossen Gefässstämme, bei Echinodermenlarven etc. treten die typischen polygonalen Zeichnungen ebenso klar und scharf hervor wie nach Silberimprägnationen. Häufig erscheinen die Muskelzellen des Myocards spindelförmig.

Die feinere Structur der sarcoplasmatischen Zellkörper bietet Besonderheiten, die hier ebenso wenig geschildert werden können, wie die der Muskelfibrillen; auch treten Verschiedenheiten an verschiedenen Stellen eines Organes auf. Erwähnen möchte ich nur, dass häufig das Plasma in reticulärer oder besser wabiger Structur erscheint und oft um die Kerne in dichterer Anhäufung zu finden ist. Zuweilen liegen zwei Kerne in einem Zellkörper dicht neben einander, und ich habe Bilder gesehen, die darauf hindeuten, dass im Myocard alter Thiere gelegentlich directe Kerntheilungen eintreten (Fig. 10, 11, Taf. XXIII).

An der inneren, die Herzhöhle begrenzenden Seite der Herzwand haben manche Autoren (Van Beneden und Julin) eine besondere „membrane anhyste“ beschrieben. Wo eine solche vorkommt, handelt es sich nur um eine Art cuticulare Bildung, die von den Myocardzellen selbst ausgeschieden wird und die Fibrillenschicht überdeckt. In vielen Fällen ist es mir aber zweifelhaft, ob eine besondere cuticulare Membran überhaupt vorhanden ist und ob nicht vielmehr die protoplasmatische Zellwand resp. die Fibrillen selbst den inneren Grenzcontur darstellen.

Die Untersuchung der Embryonalentwickelung der Ascidien hatte schon vor längerer Zeit ergeben (Kowalevsky, Seeliger), dass bei Embryonen und Larven ein besonderes, vom Myocard umschlossenes Endocard nicht vorkommt, und wenn es daher bei gewissen ganz ausgebildeten Formen in der That sich fände, könnte es sich nur um eine sehr spät aufgetretene Bildung handeln. Es hat dann auch Roule (1884) bei *Ciona intestinalis* an der Innenseite der muskulösen Herzwand ein plattes Endothel, in dem die Zellgrenzen allerdings nur nach Silberimprägnationen nachweisbar seien, beschrieben und abgebildet. Dieses Endothel deutet er als eine Elastica interna, deren Aufgabe es sei, nachdem die Contractionen der Muscularis erfolgt sind, die Erweiterung der Herzhöhle wieder herbeizuführen. Ich habe es aber bei dieser Ascidie ebensowenig auffinden können (vergl. die Abbildungen auf Taf. XXIII) wie andere Untersucher (Herrmann), sondern habe nur gesehen, dass stellenweise die Mesenchym-Blutzellen in der Herzhöhle sich zu Ketten an einander legen und vereinzelt oder in Gruppen dem Myocard sich dicht anfügen, ohne aber ein vollkommenes geschlossenes Blatt darzustellen*).

Die theoretische Möglichkeit, dass bei Ascidien ein Herz-Endothel vorkommen könnte, ist allerdings vorhanden, und ich habe mich bereits früher (Zur Entwickelungsgeschichte der Pyrosomen, 1889) in diesem Sinne ausgesprochen, als ich sagte: „es sollte mich gar nicht Wunder nehmen, wenn bei manchen grossen, ganz ausgebildeten Formen auch innerhalb der Herzhöhle eine solche (endotheliale Auskleidung der Blutbahn) sich nachweisen liesse." Zu dieser Auffassung berechtigt die Thatsache, dass die Mesenchymzellen in den verschiedenen Gruppen der Ascidien im Bereiche der grossen Gefässstämme, und bei Salpen auch innerhalb des Myocards, feine endotheliale Wandungen, wenigstens über gewisse Strecken hin, bilden. Van Beneden und Julin hatten dagegen das gänzliche Fehlen des Endocards bei sämmtlichen Tunicaten besonders betont, indem sie gleichzeitig irrthümlicher Weise annahmen, dass auch die Blutgefässe niemals endotheliale Wandungen besässen.

b. Das Pericardium.

Das Pericard unterscheidet sich in seiner Gestalt und Grösse nicht wesentlich vom Myocard. Da es das Herz umhüllt, ist sein Durchmesser natürlich etwas grösser. Befindet sich das Myocard im Zustand

*) Zusatz bei der Correctur. In einem soeben im Anat. Anz. erschienenen Aufsatz beschreibt G. W. Hunter bei *Molgula* (*Bostrichobranchus*) *Manhattensis* ebenfalls ein die Herzhöhle auskleidendes Endothel. Bemerkenswerther ist aber die Angabe, dass bei dieser Ascidie sowohl am vorderen wie hinteren Herzende ein Ganglion liegt, das die Herzthätigkeit regelt. Nach Herzganglien ist bereits zu wiederholten Malen, aber stets erfolglos, gesucht worden.

der Systole, so ist der Unterschied allerdings ziemlich bedeutend, da die Weite des Pericardschlauchs bei den Herzcontractionen kaum merkbar sich verändert; wenn aber das Herz an der betreffenden Stelle sich wieder erweitert, verengt sich die Pericardialhöhle immer mehr und wird vom Herzschlauch fast ganz ausgefüllt. In ihrer Länge stimmen Herz und Pericardium wohl immer nahezu überein.

Die Gestalt des Pericards fand ich nur dann in bemerkenswerther Weise von der des Herzens verschieden, wenn dieses eine enge Schleifenform zeigte, wie es z. B. bei *Ciona* der Fall ist. Denn hier werden die beiden dicht neben einander verlaufenden Schenkel der mittleren Herzregion gemeinsam vom Pericardepithel umhüllt und erscheinen nicht medial durch dieses septenartig getrennt (Fig. 7, Taf. XXIII, Fig. 6, Taf. XXIV). Das Pericard bildet daher eine umfangreiche, bruchsackartige Ausstülpung, in welche die Herzschleife eintritt, und verläuft im übrigen nur in einem mässig stark gekrümmten Bogen.

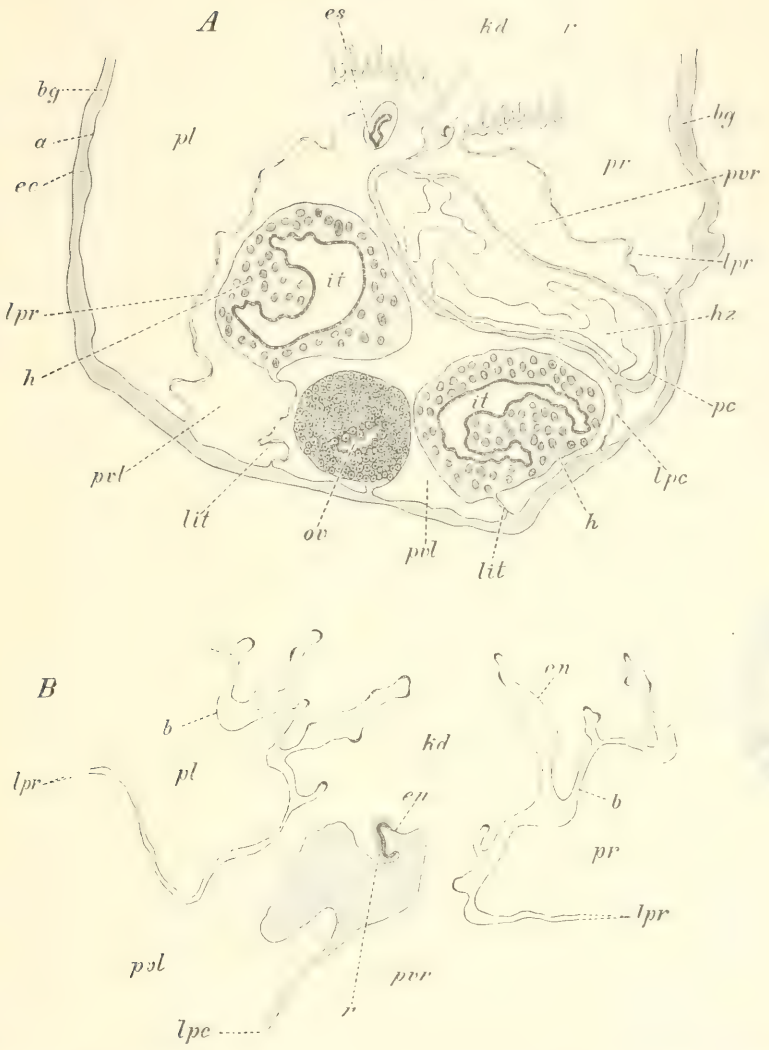
Die Pericardialwand stellt stets ein mehr oder minder flaches, einschichtiges Epithel dar (Fig. 1—5, Taf. XXIII), das zuweilen in alten Thieren wie eine feine Membran erscheint und dann die Kerne nicht immer ganz leicht erkennen lässt; doch gelingt es in der Regel durch Methylenblaufärbung so wie durch Silberimprägnation die polygonalen Zellgrenzen und überdies die linsenförmigen Zellkerne hervortreten zu lassen (Fig. 6, Taf. XXIII).

Gewöhnlich, und besonders in grösseren Thieren, ist die Pericardialwand nicht an allen Stellen ganz gleich beschaffen, sondern die Zellformen und dementsprechend die Dicke des Epithels können innerhalb ziemlich weiter Grenzen variiren. So findet man z. B. bei *Ciona* stellenweise ein äusserst zartes Plattenepithel, in dem die Kerne in weiten Abständen von einander stehen (Fig. 14, Taf. XXIII), während in naher Nachbarschaft die Wand beträchtlich dicker, die Zellen wesentlich höher erscheinen und buckelförmig oder mit zugespitzten Enden in die Pericardialhöhle hineinragen (Fig. 13, Taf. XXIII). Eine Gesetzmässigkeit im Wechsel der Epithelbeschaffenheit liess sich nirgend feststellen; vielleicht sind die Contractionszustände der Herz- und möglicherweise auch der Leibesmuskulatur für das verschiedene Aussehen der Pericardialwand auch von einigem Einfluss.

Muskelfasern habe ich in keinem Fall in der Pericardialwand sich entwickeln sehen; diese vermag daher auch nicht selbstständige Contractionen auszuführen. Trotzdem verharrt sie wohl selten ganz unbeweglich starr, sondern zeigt zumeist, vielleicht immer, ähnlich einer elastischen Platte, gewisse undulirende Bewegungen.

Bei den Synascidien und kleineren Monascidien ist das Pericardium allseitig von dem die ganze primäre Leibeshöhle ziemlich gleichmässig erfüllenden Bindegewebe umschlossen, ohne dass dieses eine besondere Hüllschicht in der Nachbarschaft des Herzbeutels bildet. Zuweilen

Fig. 123.



A Frontaler Längsschnitt durch die hintere Körperregion einer jungen *Ciona intestinalis*. $^{8}/_{1}$. *B* Die Verbindungsstelle der Perivisceralhöhlen mit dem Kiemendarm aus einem benachbarten Schnitt bei stärkerer Vergrösserung. $^{24}/_{1}$.

a = Aeusseres Peribranchialepithel; *b* = inneres Peribranchial- resp. äusseres Kiemenepithel; *bg* = Bindegewebe; *ec* = Ectodermepithel; *en* = Entoderm des Kiemendarms; *es* = Endostylfortsatz; *h* = Hodenfollikel; *hz* = Herz; *it* = Intestinum; *kd* = Kiemendarm; *lit* = Ligament des Intestinums; *lov* = Ligament des Ovariums; *lpc* = Ligament des Pericardiums; *lpr* = Peritonealseptum, zwischen Peribranchial- und Perivisceralhöhle; *m* = Magen; *ov* = Ovarium; *pc* = Pericardium; *pl* u. *pr* = linker und rechter Peribranchialraum; *pvl* u. *pvr* = linke und rechte Perivisceralhöhle; *r* = Retropharyngealrinne.

(*Ciona*) ist das letztere aber der Fall, und man bemerkt dann auswärts von der Pericardialwand eine scharf abgegrenzte Bindegewebsschicht (Fig. 7, Taf. XXIII), deren Dicke an den verschiedenen Stellen ziemlich erheblich variirt (Fig. 13 und 14, Taf. XXIII). Da und dort erkennt man in dieser Bindegewebslage feine capillare Blutbahnen, sternförmige oder spindlige Bindegewebszellen und eine schwach fibrilläre Intercellularsubstanz und zuweilen auch Muskelfasern. Diese Schicht ist es, die die Herzspalte ganz verschliesst, indem sie sich in sie einsenkt (Fig. 12, Taf. XXIII). Bei *Ciona* ist diese Bindegewebslage von einem deutlichen, einschichtigen, ziemlich flachen Epithel umgrenzt, das gleichzeitig die medialen Wände der Perivisceralhöhlen bildet. Diese entstehen, wie weiter unten genauer beschrieben ist, durch Einsenkungen der hinteren Kiemendarmwand und bleiben zeitlebens durch zwei Oeffnungen mit der Kiemendarmhöhle im Zusammenhang (Textfigur 123 *A* und *B*). Die bindegewebige Zwischenschicht verbindet diesen Theil des Perivisceralepithels recht innig mit der Pericardialwand, so dass bei flüchtiger Untersuchung alle drei Schichten zusammen zu gehören scheinen und nur als Theile der Pericardialwand aufgefasst werden konnten.

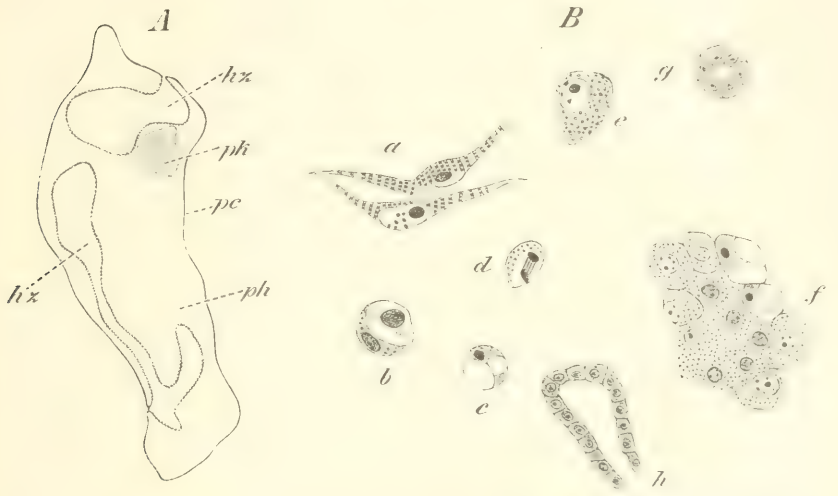
Eine derartige irrthümliche Auffassung haben in der That Heller (1875) und später Roule (1884) vertreten, und dieser beschreibt die Pericardialwand als eine Bindegewebsschicht, die an der äusseren und inneren Seite von einer Endothellage begrenzt sei. Das Pericard der *Ciona* sei demnach viel complicirter gebaut als bei den kleineren Synascidien, und die Herzwand, die einen ganz anderen Bau aufweise, könne daher nicht durch einfache Einstülpung aus ihm hervorgegangen sein. Während er das Herz lediglich als einen umgewandelten Theil des grossen ventralen Gefässes betrachtet, erscheint ihm das Pericard als eine „lame mésentérique", die von jenem völlig unabhängig sich bilde.

Die Pericardialhöhle ist in der Regel mit einer wasserklaren Flüssigkeit erfüllt, die sehr spärliche eiweisshaltige Substanzen gelöst zu enthalten scheint und daher nur sehr wenig Neigung zur Gerinnung zeigt. Zuweilen findet man auch zellige Einschlüsse, entweder ganze Zellen mit Kernen oder Zellbruchstücke; sie fehlen sehr häufig gänzlich und sind fast immer nur spärlich vorhanden. Die verschiedenen Individuen derselben Species verhalten sich in dieser Beziehung verschieden. Ich glaube, dass die in der Pericardialhöhle schwimmenden Elemente z. Th. vom Myocard abstammen und bei den lebhaften Contractionen des Herzschlauchs sich abgelöst haben. Es ist schon oben (p. 514) darauf hingewiesen worden, dass in der contrahirten Herzwand das Sarcoplasma mit seinen Kernen sich unter zahlreichen buckelförmigen Erhebungen weit in die Pericardialhöhle vorwölbt (Fig. 9 und 12, Taf. XXIII), und eine Lösung einzelner Zellen oder Zellbruchstücke aus dem Epithelverband könnte dann leicht vor sich gehen. Dass Zellen oder Zellstücke, wie Roule annimmt, aus der Pericardwand austreten, weil sie durch die Bewegungen des Myocards gelockert und abgetrennt würden, halte ich

beim ganz ausgebildeten Thier für weniger wahrscheinlich. Ebenso scheint mir auch die Annahme ferner zu liegen, dass embryonale Restzellen, die bei der Bildung des Herzens nicht aufgebraucht würden, normaler Weise in der Pericardialhöhle zurück bleiben.

Einer besonderen Erwähnung bedarf ein in der Pericardialhöhle der *Ciona* liegendes Gebilde (Textfigur 124), das zuerst Heller (1875) genauer beschrieben hat, ohne freilich seine wahre Bedeutung zu erkennen: „Fast regelmässig findet man in dem Herzbeutel zwischen den beiden Schenkeln des Herzschlauchs einen eigenthümlichen Körper, welcher bei den Contractionen des Herzens in der Pericardialhöhle sich auf- und

Fig. 124.



A. Querschnitt durch Pericard und Herz einer *Ciona intestinalis*. $^{12}/_{1}$. *B.* (Nach Heine.) Elemente des Pericardialkörpers, stärker vergrössert.

hz = Herz resp. Herzhöhle; *pc* = Pericardialwand; *ph* = Pericardialhöhle; *pk* = Pericardialkörper. *a*—*e* = Verschiedene Elemente aus dem Pericardialkörper; *f* = Zellgruppe, in der eine Anzahl Elemente zu einer einheitlichen Masse verschmolzen sind; *g* u. *h* = Quer- und Längsschnitt durch Drüsencanälchen.

abwärts bewegt. Er hat keine bestimmte Lage, sondern man sieht ihn bald mehr nach oben an der Stelle, wo die beiden Herzschenkel in einander übergehen, bald weiter abwärts, wo dieselben sich von einander entfernen. Auch lässt er sich beliebig mit einer Nadel in der Höhle des Pericardialraums hin- und herschieben, so dass er weder mit dem Herzschlauche noch mit der Wandung des Pericardiums in fester Verbindung zu stehen scheint. Er ist ziemlich fest, seine Farbe graulichweiss oder gelblich, die Form verschieden. Er ist entweder ganz rund, oder auf einer Seite in einen spitzen, zapfenartigen Fortsatz ausgezogen,

oder es gehen mehrere Fortsätze von ihm aus, wobei dann auch der Mittelkörper eine mehr kantige Form annimmt."

Der fragliche Körper ist von allen Beobachtern, die die *Ciona* eingehender untersucht haben, gesehen worden, und Roule konnte feststellen, wie er sich in der Pericardialhöhle entsprechend den Pulsationen der Herzwand hin und her bewegt. Dieser Forscher meint, dass das Gebilde lediglich eine grössere Gruppe gleichartiger, frei flottirender Mesenchymzellen darstelle, wie sie sonst gewöhnlich nur vereinzelt in der Pericardialhöhle vorkommen. Nach den Untersuchungen des Herrn Heine im Rostocker Zoologischen Institut ist der histologische Charakter der Elemente ein ausserordentlich verschiedener. Neben mehr oder minder deformirten Muskelzellen, die wohl nur vom Myocard abstammen können, finden sich abgerundete oder amöboide, grosskernige Zellen mit und ohne Vacuolen und Körncheneinlagerungen im Plasma. Zum Theil sind mehrere Zellen zu einem homogenen Ballen verbacken, in dem Zellgrenzen überhaupt nicht mehr nachweisbar sind und dessen Kerne in Auflösung begriffen erscheinen. Sehr bemerkenswerth sind kurze, wirr und regellos gelagerte Canälchen, denen eine secretorische Bedeutung zukommen dürfte (Textfigur 124 *B*).

c. Physiologie des Herzens.

Erst 10 Jahre nachdem Van Hasselt (Annal. d. Scienc. natur. Bd. 3. 1824) den Wechsel in der Richtung des Blutkreislaufs bei Salpen entdeckt hatte, beobachtete Lister (1834) einen ganz ähnlichen Vorgang bei einer kleinen, stockbildenden Ascidie (*Perophora*), deren hohe Durchsichtigkeit der Gewebe es leicht gestattet, mit genügend starken Vergrösserungen die Bewegung des Blutes und die Contractionen des Herzens zu verfolgen. Eine befriedigendere Darstellung der Herzthätigkeit hat wenige Jahre später (1839) Milne Edwards gegeben. Bei einer Anzahl Synascidien und *Ciona intestinalis* beobachtete er ganz richtig, dass die ganze Herzwand nicht gleichzeitig sich zusammenziehe und wieder erweitere, sondern dass, ähnlich wie bei den peristaltischen Bewegungen der Eingeweide höherer Thiere, die Contraction des Herzens an dem einen Ende beginne und, an eine Wellenbewegung erinnernd, bis zum anderen allmählich vorschreite. Eine Zeit lang folgen sich in rascher Aufeinanderfolge die Contractionen in dem gleichen Sinne, dann trete ein plötzlicher Stillstand ein, und wenn nachher die Bewegung des Herzens wieder einsetzte, so geschehe es in der umgekehrten Richtung. Das Blut ströme also durch dasselbe Ostium abwechselnd längere oder kürzere Zeit ein und aus, indem es bei den Zusammenziehungen der muskulösen Herzwand aus der sich verkleinernden Herzhöhle herausgepresst, bei den in Folge der Elasticität der Wandungen wieder eintretenden Erweiterungen eingesaugt werde.*) Das Herz functionire dem-

*) Eine befriedigende Erklärung für das Zustandekommen von entgegengesetzten Pulsationsreihen vermochte Milne Edwards nicht zu geben. Im Gegentheile möchte

nach wie ein in peristaltischer Contraction befindlicher Hohlmuskel, dessen Contractionswellen in ganz unregelmässigen Perioden nach der einen oder nach der anderen Richtung hin ablaufen.

Seither ist das physiologische Verhalten des Ascidienherzens mehrmals eingehender untersucht und auch experimentell geprüft worden. Im Besonderen sind hier zu nennen die Arbeiten von Roule (1884) und Lahille (1890). Ein geeigneteres Object zur Untersuchung aber als das Herz der Ascidien, ist das der Salpen, an dem namentlich experimentelle, operative Eingriffe leichter auszuführen und die darauf hin eintretenden Veränderungen besser festzustellen sind, weil hier in der Regel das Centralorgan des Gefässsystems im lebenden Thier deutlicher sichtbar und näher der Oberfläche gelegen ist. Daher gründet sich die Physiologie des Tunicatenherzens hauptsächlich auf die Beobachtungen an Salpen (Krukenberg, L. Schultze), und besonders die jüngsten eingehenden Untersuchungen haben unsere Kenntnisse in dankenswerther Weise vertieft und erweitert. Ich werde daher auf diese experimentellen Untersuchungen und die Schlussfolgerungen, die daraus gezogen wurden, erst in dem vierten Abschnitt dieses Werkes, in dem auch die Salpen behandelt sind, näher eingehen können, und möchte an dieser Stelle nur die Fragen erörtern, die speciell das Ascidienherz betreffen.

Vorausschicken muss ich die Erklärung einiger Benennungen, deren Anwendung die Darstellung wesentlich vereinfacht. Die beiden an den entgegengesetzten Herzenden liegenden Ostien münden einerseits in die grosse ventrale, neben dem Endostyl verlaufende Blutbahn, andererseits in das hauptsächlich die Eingeweide versorgende Gefäss; das Vorderende wird daher als hypobranchiales, das hintere als viscerales bezeichnet. Die Contractionen des Herzens, die von hinten nach vorn zu vorschreiten, nennt man abviscerale, die vom hypobranchialen Herzende ausgehen und zum visceralen sich hinbewegen: adviscerale. Die Summe der unmittelbar aufeinanderfolgenden in derselben Richtung vorschreitenden Contractionen stellt eine Pulsationsreihe dar; die Ruhezeit, die zwischen zwei entgegengesetzten Pulsationsreihen sich einschiebt, heisst Wechselpause, und endlich hat man als zusammengesetzte Herzperiode eine ab- und adviscerale Reihe nebst der einer jeden folgenden Wechselpause zusammengefasst.

Beobachtet man den Verlauf des einzelnen Pulses der Herzwand, gleichgültig ob es sich um eine ad- oder abviscerale Contraction handelt, so bemerkt man zunächst eine nahe dem Herzende auftretende, quer verlaufende Einschnürung des Myocards. An der der Verbindungsstelle des Herzens mit dem Pericardium gegenüber liegenden Seite schneidet die Einkerbung tief in die Herzhöhle ein; nach rechts und links hin verflacht sie allmählich und wird nahe der Herzsutur ganz un-

man vielleicht eher erwarten, wenn man auf dem oben gekennzeichneten Standpunct steht, dass regelmässig abwechselnd immer nur eine Contraction in einer Richtung erfolgt.

sichtbar, weil hier das Myocard sich am Pericard und Bindegewebe, beziehungsweise am Epicard befestigt und daher in seinen Contractionen behindert ist. Diese reifenförmige Einschnürung schiebt sich, während der Puls abläuft, bis zum entgegengesetzten Herzende vor, so dass die Herzwand eine wellenförmige Bewegung ausführt. Am Salpenherzen hat neuerdings Schultze (1901) während des Ablaufens der Contractionswelle ein eigenartiges Verhalten der Herzenden festgestellt (sog. Contractionszipfel und antiperistaltische Zuckungen), das meines Wissens bei Ascidien noch nicht beobachtet wurde und daher erst später zu beschreiben sein wird. In der Regel tritt, noch bevor die erste Welle abgelaufen ist, eine zweite und in seltenen Fällen noch eine dritte gleich gerichtete auf; ob aber, wie es für manche Salpen beschrieben worden ist, gleichzeitig an einem Herzen eine noch grössere Zahl hinter einander laufender Contractionswellen vorhanden sein könne, vermag ich nicht sicher anzugeben, wenngleich ich es für nicht unwahrscheinlich halte.

Nach Bronn (1862) sollen sich die Pulsationen bei *Perophora* in etwas abweichender Weise vollziehen, indem die Contractionswellen nicht von einem Ende zum anderen vorschreiten, sondern in der Mitte beginnen und dann zuerst nach dem einen, dann nach dem anderen Ende zu verlaufen, sodass diese beiden getrennt erfolgenden Contractionen der beiden Herzhälften zusammen einer gewöhnlichen Pulsation entsprechen. Ich kann mich nicht erinnern, derartige Contractionswellen bei *Perophora* bemerkt zu haben, und halte ihr Vorkommen auch für sehr unwahrscheinlich, insofern es sich vielleicht nicht um eine abnorme Form antiperistaltischer Zuckungen oder Absterbeerscheinungen handelt.

Die Wechselpausen, die verschiedene Pulsationsreihen trennen, sind bei normaler Herzthätigkeit frisch eingefangener, lebenskräftiger Thiere immer nur kurz und dürften wohl nur selten 4—5 Secunden übertreffen. Gelegentlich kann allerdings die gesammte Herzthätigkeit vorübergehend längere Zeit, auch mehrere Minuten lang, vollkommen stillstehen. Zumeist dürfte wohl diese Zeit der Ruhe mit einer Wechselpause zusammenfallen, indessen treten auch Pausen zwischen den zu einer Pulsationsreihe gehörenden Contractionen ein. Gewöhnlich werden solche Pausen bei nicht mehr voll lebenskräftigen Thieren zu beobachten sein, die in ungenügend durchlüftetem oder durch Gifte verunreinigtem Wasser gehalten wurden und daher gewisse Erscheinungen des Absterbens bereits erkennen lassen, während freilich zunächst eine beginnende Athemnoth, die durch Verschlechterung des Athmungswassers hervorgerufen wird, eine Beschleunigung des Pulsschlags zur Folge zu haben scheint.

Die Angaben der Autoren über die Anzahl der die abwechselnden Pulsationsreihen zusammensetzenden Contractionswellen, über die Zeitdauer, in der sowohl die Einzelwelle als die ganze Pulsreihe ablaufen, lauten für die verschiedenen Individuen einer Species, und selbst für verschiedene Lebenszeiten desselben Individuums so verschieden, dass es fast scheinen möchte, es fehle jede

Gesetzmässigkeit im Ablauf der Herzthätigkeit. Bei *Perophora Listeri* schwankt nach den Angaben Lister's (1834) die Dauer der Pulsationsreihen zwischen 30 Secunden und 2 Minuten, und die einzelnen Pulsschläge folgen sich in Intervallen von $1^1/_2$—2 Secunden. Daraus lässt sich entnehmen, dass die Zahl der gleichgerichteten Contractionen in den verschiedenen Pulsationsreihen etwa 20—80 betrug. Auch Gosse zählte ungefähr 30—60 Pulse in einer Reihe und bestimmte die Zeitdauer der Pulsationsreihen auf annähernd 1 Minute. Allerdings bemerkte er auch Unregelmässigkeiten „wie sie im Pulse eines kranken Menschen vorkommen". Ganz andere Zahlen fand Van Beneden (1846) bei *Molgula ampulloides*. In ganz frischen, intacten Thieren zeigten die Herzpulsationen ziemliche Regelmässigkeit. Die aufeinanderfolgenden Pulsationsreihen bestanden aus 180 und 160—170 Contractionswellen, von denen ungefähr 70 in einer Minute abliefen; die Wechselpausen beanspruchten die Zeit von zwei Einzelpulsen.

Viel genauer sind die Untersuchungen von Roule an *Ciona intestinalis*. Ich stelle in der folgenden Tabelle die Ergebnisse seiner Beobachtung an zwei jungen, 2 und 4 cm langen, und an einem völlig erwachsenen, 7 cm grossen Thier zusammen:

	Adviscerale Pulsationen.		Abviscerale Pulsationen.	
	Zahl der Contractionen.	Zeitdauer der Pulsationsreihe in Secunden.	Zahl der Contractionen.	Zeitdauer der Pulsationsreihe in Secunden.
A.	88	95	36	69
2 cm langes	75	111	38	72
Thier.	60	98	32	55
B.	20	33	11	47
4 cm langes Thier.	24	45	13	37
C.	24	78	17	57
erwachsenes	26	71	18	53
Thier.	28	75	17	65

Aus diesen angeführten Zahlen ergiebt sich in einer sehr auffälligen Weise einmal ein beträchtliches Ueberwiegen der Anzahl der advisceralen Pulsationen, sodann überdies eine raschere Aufeinanderfolge dieser Contractionen gegenüber den abvisceralen. Noch auffälliger als in den erwähnten Fällen erwies sich ein ähnliches Verhalten bei einer kleineren, 2 cm langen *Ciona intestinalis*, bei der, wie Roule erwähnt, in einer Minute ungefähr 70 adviscerale Contractionen eintraten, während in der gleichen Zeit nur etwa 50 abviscerale sich vollzogen. Eine adviscerale Pulsationsreihe währte oft 2—4 Mal so lang als die vorhergehende oder nachfolgende abviscerale, wie die nachfolgende Tabelle lehrt:

	Zeitdauer der aufeinanderfolgenden Pulsationsreihen (in Secunden).					
Advisceraler Pulsationen:	128	100	80	121	112	105
Abvisceraler Pulsationen:	50	36	43	25	42	

In übereinstimmender Weise lehren alle diese Zahlen, dass bei *Ciona intestinalis* eine grössere, sauerstoffreichere Blutmenge in der advisceralen Richtung das Herz durchströmt, als in der umgekehrten, in der etwas sauerstoffärmeres Blut durchs Herz fliesst. Roule schätzt die advisceralen Strömungen auf das dreifache Quantum der abvisceralen. Ein ähnliches Ueberwiegen der advisceralen Pulsationen tritt, wie Krukenberg und Schultze gezeigt haben, bei Salpen nach Einwirkung gewisser Giftstoffe (Helleborein) ein, während umgekehrt im absterbenden Thier oft eine ununterbrochene Reihe abvisceraler Contractionen zu beobachten ist.

Mit diesen Ergebnissen stimmen die Befunde Lahille's an *Phallusia mammillata* durchaus überein, nur soll sich das lange, schlauchförmige Herz langsamer contrahiren, denn die Pulse folgen sich mit der sehr geringen mittleren Geschwindigkeit von ungefähr 8 Secunden. In der folgenden Tabelle stelle ich Lahille's Angaben über die Anzahl der Herzcontractionen in den auf einander folgenden Pulsationsreihen von zwei lebenskräftigen erwachsenen *Phallusia* zusammen. Die Thiere wurdem zunächst des Morgens frisch nach dem Fange in wohl durchlüftetem Wasser und dann des Abends wieder beobachtet, nachdem eine Verschlechterung des Athmungswassers eingetreten war:

	Herzthätigkeit am Morgen.				Herzthätigkeit am Abend.			
Individuum *A.*								
Zahl der advisceralen Pulsationen	44	53	51		61	68	60	
Zahl der abvisceralen Pulsationen	25	42	36		54	11	29	
Individuum *B.*								
Zahl der advisceralen Pulsationen	56	28	48	37	68	69	56	27
Zahl der abvisceralen Pulsationen	34	38	40	23	36	39	37	50

Eine Betrachtung dieser Tabelle zeigt in ziemlich auffallender Weise das Vorherrschen der advisceralen Pulsationen sowohl im frischen wie ermüdeten Thier. Bei der Vergleichung der Herzthätigkeit derselben Individuen im sauerstoffreichen und weniger frischen Wasser findet man, dass eine Verlängerung namentlich der advisceralen Pulsationsreihen eintritt, wenn das Athmungswasser sich verschlechtert. Allerdings erblickt Lahille die Ursache der veränderten Herzthätigkeit darin, dass die

Leibesmuskulatur bei ungünstiger Beschaffenheit des Wassers weniger zahlreiche Contractionen ausführte und daher der Ueberdruck im arteriellen Sinussystem, der die Blutumkehr bedinge (siehe unten p. 528), langsamer zu seinem Maxium anwachse. Ausdrücklich erwähnt Lahille, dass dabei eine Beschleunigung des Pulsschlages nicht erfolge. Das steht in Uebereinstimmung mit den Beobachtungen Krukenberg's an Salpen, widerspricht aber den Befunden Schultze's, der besonders hervorhebt: „eine Verschlechterung des Athemwassers, wie sie sich in einem engen Gefäss sehr bald einstellt, hat unverkennbar neben einer Vergrösserung der einzelnen Pulsationsreihen eine beträchtliche Beschleunigung der Herzschläge zur Folge". Dass sonst im Thierreich die höheren Formen bei eintretender Athemnoth einen beschleunigten Puls zeigen, ist bekannt und erklärt sich aus der Innervation des circulatorischen Centralapparates; bei Tunicaten aber, deren Herz ausschliesslich automatisch thätig sein und nervöser Elemente durchaus entbehren soll, ist eine solche Wechselbeziehung nicht ohne Weiteres verständlich.

Während einerseits bei alten Thieren nicht unbedeutende individuelle Unterschiede in der Länge der abwechselnden Pulsationsreihen und der Schnelligkeit der Aufeinanderfolge der Einzelpulse vorhanden sind, lassen sich andererseits gewisse Verschiedenheiten auch zwischen jungen und ganz erwachsenen Individuen derselben Species (*Ciona intestinalis*) feststellen. Roule schliesst aus den oben (p. 523) mitgetheilten Tabellen, dass die Differenzen zwischen den auf einander folgenden entgegengerichteten Pulsationsreihen bei jungen Thieren grösser seien, als bei vollständig erwachsenen, bei denen durchweg eine grössere Regelmässigkeit beobachtet werde. Auch schlägt in jugendlichen Individuen der Puls rascher; er wird gleichmässiger und langsamer, im Ganzen genommen dem der alten Thiere ähnlicher, wenn nicht mehr volle Lebenskraft vorhanden ist.

Bei den freischwimmenden Larven der Ascidien dürfte vielleicht im Allgemeinen der Pulsschlag ein etwas rascherer sein, als bei den erwachsenen festsitzenden Individuen, wenn freilich mir auch nicht bekannt ist, dass die Frequenz so bedeutend sein könne, wie bei manchen Appendicularien (vgl. oben p. 128). Aus der nachfolgenden kleinen Tabelle, die Lahille für eine 1,5 mm lange Larve eines *Polycyclus Renieri* gegeben hat, ist leicht zu entnehmen, dass die einzelnen Pulsationsreihen ziemlich lang sind und sich aus einer verhältnissmässig grossen Zahl Contractionswellen zusammensetzen. Genauere Zeitangaben fehlen.

Adviscerale Pulsationen	119	107	115	121	126	104	113	111	120
Abviscerale Pulsationen	82	95	92	84	103	75	100	112	93

Die Ursachen der periodischen Umkehr des Blutkreislaufs der Tunicaten sind bereits häufig erörtert worden, aber die Er-

gebnisse, zu denen die verschiedenen Forscher gelangten, weichen weit von einander ab. Schon Hasselt versuchte eine Erklärung für die auffallende Art und Weise der Herzthätigkeit der Salpen zu geben, und er glaubte, dass die Blutkörperchen nach einer Reihe gleichgerichteter Pulsationen der weiteren Herzthätigkeit einen so erheblichen Widerstand entgegensetzen, dass, wenn das Herz überhaupt weiter arbeiten soll, eine Umkehr stattfinden müsse, weil am gegenüberliegenden, bisher venösen Herzende der Widerstand weit geringer sei.

In derselben oder in ähnlicher Richtung bewegen sich die Erklärungsversuche von N. Wagner (1866) und Todaro (1886). Der erstere glaubt, dass die nach einer gewissen Anzahl gleichgerichteter Pulsationen auftretende Ueberfüllung der capillaren Gefässe des einen Körpertheils eine Umkehr der Stromrichtung herbeiführen müsse, und Todaro ist der Ansicht, dass im Besondern die von ihm beschriebene „rete tendinea" eine periodische Stockung und nachherige Umkehrung des Blutstromes bewirke.

Roule versucht das phylogenetische Auftreten der eigenartigen Herzfunction der Tunicaten aus dem Nutzen zu erklären, den die periodische Stromumkehr für die Respiration, beziehungsweise für die Versorgung aller Organe des Körpers mit möglichst sauerstoffreichem Blut gewähre. Strömt das Blut immer nur in einer Richtung, so erhalten gewisse, vom arteriellen Herzende besonders entfernt liegende Gewebe stets verhältnissmässig sauerstoffarmes Blut, während bei einer Umkehr der Stromrichtung die Verhältnisse sich für sie günstiger gestalten können. Schultze fügt hinzu, dass das Gleiche wie für den Sauerstoff auch für die vom Blute geführten Nährstoffe gelte, und entwirft die folgende Tabelle, die die Beziehungen verschiedener Organe des Salpenkörpers zu dem in ad- oder abvisceraler Richtung kreisenden Blut klarer veranschaulichen soll. Man wird aus dieser tabellarischen Uebersicht unschwer entnehmen, wie die Sauerstoff- und Nährsaftversorgung der verschiedenen Organe einer Salpe mit dem Stromwechsel sich ändert.

Bei abvisceralen Pulsationen ist	die Sauerstoff-versorgung	die Nährsaft-versorgung
1) in der anterio-ventralen Mantelregion	stark	stark
2) in Gehirn-, Sinnes- und anterio-dorsaler Mantelregion	schwach	schwach
3) in der Kieme	—	schwach
4) im Nucleus und der hinteren Mantelregion	stark	—
Bei advisceralen Pulsationen		
1) in der anterio-ventralen Mantelregion	schwach	schwach
2) in Gehirn etc.	stark	mittelstark
3) in der Kieme	—	stark
4) im Nucleus und der hinteren Mantelregion	schwach	—

Wenn auch das Gefässsystem bei allen höheren Tunicaten im Allgemeinen nach einem im Wesentlichen gleichen Bauplan eingerichtet ist,

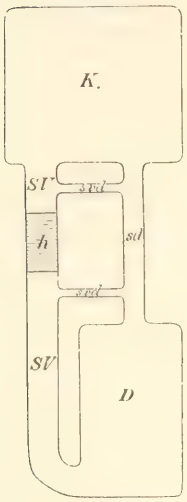
so gilt doch die vorstehende Tabelle nur für die Salpen und nicht auch für die Ascidien. Der Unterschied ist darauf zurückzuführen, dass bei den Salpen einmal das respiratorische Organ auf das mediane dorsale Kiemenband reducirt erscheint, und zweitens das Dorsalgefäss die Hauptmasse seines Blutes bei advisceral gerichteten Pulsationen direct aus dem Herzen bezieht, bei abvisceralen Contractionen direct dem Herzen zuführt. Bei den Ascidien besteht nur selten ein solcher directer Zusammenhang zwischen den hinteren Enden des Herzens und des Dorsalgefässes, weil fast immer ein Capillarsystem, das die ganze oder weitaus grösste Blutmenge des Visceralgefässes aufnimmt, sich hier einschiebt (Fig. 5 und 6, Taf. XXIV). Die Folge ist, dass bei advisceralen Pulsationen das Dorsalgefäss der Ascidien vorwiegend venöses, aber reich mit Nährsäften versehenes Blut enthält, das Hypobranchialgefäss aber sauerstoffreiches, an Nährstoffen armes. Das Gehirn wird daher nur schwach mit Sauerstoff versorgt werden, die vordere ventrale Körperregion aber stark. Bei abvisceralen Contractionen führt das Hypobranchialgefäss der Ascidien venöses, nährsaftreiches Blut, das Dorsalgefäss dagegen sauerstoffreiches, nährsaftarmes; in der vorderen Ventralregion ist daher die Sauerstoffversorgung schwach, in der Region des Gehirns stark.

Wenn es demnach auch zweifellos ist, dass in Folge des Wechsels der Stromrichtung verschiedene Körpertheile besser mit Sauerstoff und Nährstoffen versorgt werden können, als bei einseitiger Blutcirculation, so gilt das doch nicht allein für die Tunicaten, sondern auch für viele andere Thiergruppen, bei denen das Blut stets nur in einer Richtung circulirt. Eine physiologische Erklärung für die eigenartige Herzthätigkeit der Mantelthiere ist ja überhaupt dadurch nicht gegeben, dass gezeigt wird, dass aus ihr dem Thiere ein Vortheil erwächst, sondern es lässt sich aus dem Nutzen, den die wechselnden peristaltischen Herzbewegungen für das Individuum haben, nur verstehen, dass die bestimmte Herzbeschaffenheit, nachdem sie einmal aufgetreten war, sich erhalten und vielleicht vervollkommnet hat.

So wie der oben erwähnte Erklärungsversuch von N. Wagner, geht auch die Theorie Lahille's, die übrigens viel eingehender begründet und durch eine Reihe Experimente gestützt erscheint, davon aus, dass periodische Blutdruckänderungen die Ursache der periodischen Umkehr der Kreislaufrichtung sein müssten. Die gesammten Blutlacunen stellen ein in sich geschlossenes Röhrensystem dar, das mit Flüssigkeit erfüllt ist. Da die Temperatur des Blutes in allen Theilen dieselbe bleibt, kann die Flüssigkeitsbewegung nur durch Druckverschiedenheiten hervorgerufen werden. Diese sind eine Folge der Herzthätigkeit, und die Contractionen des Myocards haben lediglich den Zweck, immer wieder Druckverschiedenheiten in der Flüssigkeit zu erzeugen, die bei der Blutbewegung rasch wieder sich ausgleichen. Nach Lahille lässt sich das gesammte Blutgefässsystem der Tunicaten durch das nachstehende

Schema (Textfigur 125) sehr leicht und übersichtlich darstellen. Es sind zu unterscheiden ein ventrales und ein dorsales Sinussystem, in denen das Blut stets in entgegengesetzten Richtungen sich bewegt. Vorn führen beide in die Lacunen des Kiemendarms, hinten in die die Eingeweide umspülenden Sinus. Diese Lacunen und Sinus sind gegenüber den zu- und abführenden dorsalen und ventralen Gefässen soviel umfangreicher, dass sie sich etwa Seen vergleichen lassen, die in einen Flusslauf eingeschaltet sind. Daher bewegt sich das Blut in ihnen nur sehr langsam, was für die Aufnahme des Sauerstoffs und der Nährstoffe durch das Blut von grosser Wichtigkeit ist. Das Herz liegt stets im Bereich der ventralen Blutbahnen, die übrigens ausser den Sinussystemen der Kiemen und Eingeweide noch durch engere Gefässe mit den dorsalen im Zusammenhang stehen. Doch sind diese dorso-ventral verlaufenden Verbindungscanäle für das Zustandekommen des periodischen Wechsels der Strömungsrichtung nach Lahille's Meinung ohne Bedeutung. Eine nothwendige Voraussetzung aber für die periodische Stromumkehr ist es, dass die Summe aller ventralen Blutcanäle grösser ist, als die der dorsalen. Nach einer Reihe advisceral gerichteter Herzcontractionen müssen dann die die Eingeweide umgebenden Gefässe (*D*) prall mit Blut erfüllt sein, weil aus den ventralen Sinus (*SV*) mehr Flüssigkeit in sie eingeströmt, als durch die engeren Dorsalsinus (*sd*) abgeflossen ist. Der Druck am visceralen Herzende muss sich also mit der längeren Dauer einer advisceralen Pulsationsreihe immer mehr vergrössern und kann endlich so stark werden, dass die Herzthätigkeit ihn nicht mehr zu überwinden vermag. Umgekehrt wird in den Gefässen des Kiemendarms und am hypobranchialen Herzende der Druck abnehmen, und da, wie Lahille annimmt, die Contractionsrichtung des Myocards immer nach dem Ende gerichtet sein müsse, an dem der Widerstand geringer ist, folgen auf eine Anzahl advisceraler Pulse solche in abvisceraler Richtung. Aus diesen resultirt dann eine Ueberfüllung der Kiemengefässe (*D*) bei geringem Druckwiderstand am visceralen Herzende, sodass nach einer längeren oder kürzeren abvisceralen Pulsationsreihe abermals Stromumkehr erfolgt.

Fig. 125.



Schematische Darstellung des Blutkreislaufs der Tunicaten. (Nach Lahille.) *D* = Summe aller die Eingeweide umspülenden Blutcanäle; *h* = Herz in den Ventralsinus eingeschaltet; *K* = Summe aller Blutcanäle des Kiemendarms; *sd* = Sinus dorsalis; *SV* = ventrale Blutsinus; *swd* = dorsoventrale Blutsinus.

Nimmt man aber auch als zutreffend an, dass am jeweiligen arteriellen Herzende der Blutdruck stetig wächst und füglich die Herzkraft übersteigt, dass lediglich nach den Gesetzen der Hydrodynamik dann eine

rückläufige Blutströmung einsetzt, so ist doch damit, wie Schultze zutreffend bemerkt, noch keineswegs ein Grund gegeben, dass die activen Contractionen des Herzens dann ebenfalls in entgegengesetzter Richtung vor sich gehen. Wenngleich gewisse Experimente beweisen, dass Verschiedenheiten in der Stärke des Blutdruckes sowie auch andere Factoren die Richtung des Blutlaufes in gewissem Sinne beeinflussen können, so folgt doch andererseits aus der Thatsache, dass ein völlig aus dem Körper herausgelöstes Herz regelmässig ab- und adviscerale Pulsationen ausführt, der Schluss, dass periodische Stromumkehrungen jedenfalls auch vom Herzen selbst eingeleitet werden. Bei dem gänzlichen Fehlen jeglicher extra- und intracardialer nervöser Elemente (?) muss im Wesentlichen die Herzwand allein die Regulirung der Muskelthätigkeit in einer solchen Weise vornehmen, dass die Aufgaben eines pulsatorischen Centralapparates erfüllt werden können (Schultze).

Schultze stellt sich vor, dass jedes Herzende an und für sich im Stande sei, eine viel grössere Zahl Pulsationen auszuführen, als es geschieht, wenn im lebenden, normalen Thier beide Herzenden sich gegenseitig beeinflussen. Wenn im intacten Herzen das eine Ende seine Thätigkeit einstellt, um der Antiperistaltik zu weichen, so ist seine Reizquelle noch nicht erloschen, sondern wird nur durch die Thätigkeit des entgegengesetzten Endes ganz oder zum Theil verhindert, sich zu äussern. Ausschlaggebend für die Umkehr der Contractionsrichtung sind die Reizquellen an den beiden Herzenden. Physiologisch verhalten sich die Enden gleichartig, aber nach einer bestimmten Arbeitszeit tritt eine Herabsetzung der Erregbarkeit und des Leitungsvermögens ein, und es nimmt daher am venösen Ende die Frequenz der erzeugten, an sich wirksamen, von Faser zu Faser fortpflanzungsfähigen Contractionsreize ab. Es wird aber die Zahl und Richtung der Pulse immer allein durch dasjenige Herzende bestimmt, dessen Reizfrequenz am wenigsten gesunken ist, während das entgegengesetzte arterielle in Unthätigkeit verharrt. Während der Zeit der Ruhe steigen jedoch wieder die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen, die vorher im thätigen venösen Herzende abnahmen. So tritt bald ein Zeitpunct ein, in welchem die wirksamen Reize am bisherigen arteriellen Ende so überwiegen, dass dieses zur Alleinherrschaft gelangt und venös wird, indem an ihm die Contractionswellen anheben. —

An dieser Stelle möchte ich nicht unterlassen, auf ein eigenthümliches Verhalten des Herzens bei Botrylliden und Distomiden (*Distaplia*) hinzuweisen, das zuerst Pizon (1899) genauer beobachtet hat. Das aus dem befruchteten Ei entstandene Thier (Oozoit) wird hier niemals selbst wieder geschlechtsreif, sondern pflanzt sich nur ungeschlechtlich durch Knospung fort. Gleichzeitig tritt es aber selbst in Rückbildung ein, und während alle anderen Organe degeneriren und functionslos werden, pulsirt

das Herz noch 3—4 Tage lang in normaler Weise weiter. In der Knospe ist das Herz das erste Organ, das in Thätigkeit tritt, bereits 24 Stunden nach Beginn der Knospenbildung contrahirt es sich, während erst 3—4 Tage später die In- und Egestionsöffnung zu vollständigem Durchbruch gelangen. Das erste Knospenthier lebt nur wenige Tage und wird dann rückgebildet, aber auch hier überdauert das Herz alle anderen Organe, indem es noch 3—4 Tage lang weiter schlägt. Pizon führt diese lang anhaltende Herzthätigkeit auf Reflexe zurück, die durch die Blutzellen hervorgerufen werden: „qu'une telle vitalilé n'est pas autre chose qu'un réflexe provoqué par les globules eux mêmes, et comparable à celui que les physiologistes déterminent sur un coeur isolé de grenouille, en y faisant passer un courant sanguin".

2. Die Blutgefässe.

a. Der Bau.

Es ist bereits oben (p. 507) in den einleitenden Worten zum X. Kapitel bemerkt worden, dass die Blutgefässe selbstständig und unabhängig vom Herzen und Pericardium ihre Entstehung nehmen und nicht etwa in der Art sich bilden, dass das Herzepithel von den Ostien aus röhrenförmig weiterwächst und unter dendritischen Verzweigungen die verschiedenen Organe und Gewebe umspinnt. Das gesammte Gefässsystem stellt lediglich die Lückenräume der primären Leibeshöhle dar, die vom Bindegewebe und seiner gallertartigen Zwischensubstanz nicht erfüllt werden. Bei den Appendicularien, bei denen das Bindegewebe in der Leibeshöhle fehlt, entbehren die Blutbahnen durchaus eine zellige Wandung, insoweit die Sinus nicht direct von den inneren Organen oder dem ektodermalen Hautepithel begrenzt werden. Bei den Ascidien ist stets die Leibeshöhle von Bindegewebe mehr oder minder reich erfüllt, und die Blutbahnen werden daher zumeist ganz von diesem umgeben, so dass der Ausdruck gerechtfertigt ist: das Blut bewegt sich in den Zwischenräumen des Bindegewebes. In den Kiemen tritt allerdings, namentlich bei den kleineren Ascidien, die Masse des Bindegewebes beträchtlich zurück, weil die innere Peribranchialwand sich dem Kiemendarm nahe anlegt, und in den feineren und feinsten Gefässen finden sich daher nur äusserst spärliches, stellenweise gar kein Mesenchymgewebe und Gallerte, die das Gefässlumen von den Epithelien der Kieme scheiden.

a. Sieht man von diesen direct zwischen den Kiemendarmepithelien verlaufenden Blutgefässen und von gewissen einfachen Mantelgefässen, auf die schon früher (p. 242) hingewiesen worden ist, ab, so erweisen sich die ursprünglichsten und einfachsten Blutbahnen als besonderer eigener Wandungen entbehrende Lückenräume im Mesenchym resp. in der die primäre Leibeshöhle erfüllenden Gallerte. Van Beneden und

Julin schienen nur diese Art wandungsloser Blutbahnen bei Ascidien zu kennen, denn sie betonten ausdrücklich (1886) „que tous les vaisseaux sont dépourvus, chez ces Tuniciers, de revêtement endothélial". Trotzdem in diesem Fall echte, isolirbare Blutgefässe nicht vorhanden sind, erscheinen doch die Blutbahnen, wenigstens die grösseren, als fest bestimmte persistirende Lückenräume. Sie werden sich bei den Contractionen der Leibesmuskulatur zwar verengen und erweitern, vorübergehend, wenn sie klein sind, ganz schliessen können, später aber doch immer wieder zum Vorschein kommen. Im Laufe der Entwickelung verändert sich der Verlauf der feineren und kleinsten, die grösseren Sinus verbindenden Blutbahnen mehr oder minder erheblich. Da das Bindegewebe, wie die stets nachweisbaren Kerntheilungen bestätigen, wohl während der ganzen Lebenszeit der Thiere wächst und sich verändert, können die Lückenräume in ihm nicht unwandelbar die gleichen bleiben, sondern auch in alten Individuen noch werden grössere Sinus sich verengen und neue sich bilden dürfen. Es bedarf keiner weiteren Erörterung, dass bei diesem Verhalten der peripheren Gefässe der Gegensatz zu dem von epithelialen Schichten gebildeten centralen Pulsationsorgan besonders scharf hervortritt.

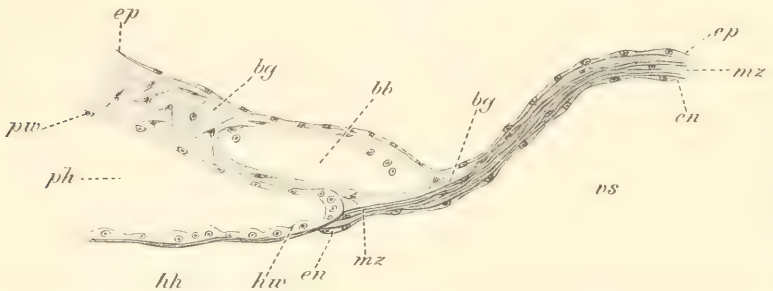
b. Sehr häufig, und zwar besonders in den grösseren Blutgefässen der grösseren Monascidien, zuweilen aber auch in den kleineren Bahnen, ordnen sich die Zellen des das Lumen umgebenden Bindegewebes und der Gallerte zu einem sehr flachen Endothel an. Dieses erscheint an der inneren, vom Blut bespülten Seite entweder glatt und scharf abgegrenzt, oder springt an den Stellen, an welchen die Zellkerne in einer verhältnissmässig reicheren Plasmaansammlung liegen, buckelförmig hervor (Fig. 7 und 10, Taf. XXV); an der äusseren, dem Bindegewebe zugekehrten Seite ist es, seiner Genese entsprechend, von diesem nicht immer scharf abgegrenzt. Es ist auch nicht immer ganz leicht, zu entscheiden, ob in der That ein besonderes Endothel die Blutbahn begrenzt, oder ob nur einzelne amöboide Blutzellen sich dicht an den Rand des Lumens angelegt haben. Eine Verwechselung wird wohl öfter vorgekommen sein, und zumeist wird nur dann sofort eine sichere Deutung zu geben sein, wenn dem Endothel überdies noch Blutzellen ankleben, oder wenn es gelingt, Flächenansichten von den Sinuswandungen zu erhalten und dann durch geeignete Präparationsmethoden die polygonalen Zellgrenzen nachzuweisen (Fig. 9, Taf. XXV).

Ich habe eben das die Blutbahnen auskleidende Endothel aus Zellen des Bindegewebes abgeleitet, und sicher wird das in vielen Fällen zutreffend sein. Andererseits muss aber allerdings auch zugegeben werden, dass amöboide Blutzellen zur Bildung feiner Endothellamellen zusammentreten können, um auf kleineren oder grösseren Strecken die Blutsinus zu umgrenzen.

c. Complicirter erscheint der Bau der Gefässwandungen in manchen grossen, vom Herzen ausgehenden Hauptstämmen grösserer Arten. Bereits

Roule (1884) hat bei *Ciona intestinalis* beobachtet, dass sich an manchen Stellen um grössere Sinus Muskelfasern gruppiren, ohne aber jemals eine vollkommene continuirliche Schicht zu bilden. Ich habe dagegen, so wie schon Heller (1874) bei *Ascidia mentula*, mehrfach bei Monascidien, und zwar auch bei *Ciona*, den vom Herzen entspringenden, von einem Endothel begrenzten grossen Ventralstamm von einer zwar zarten, aber doch über weitere Strecken zusammenhängenden, einheitlichen Muskellage umschlossen gesehen (Fig. 10, Taf. XVIII). Zuweilen (*Ascidia mentula*) sollen die Fibrillen so wie im Herzen quergestreift sein. Stellenweise kann sich zwischen Muscularis und Gefässendothel ein sehr spärliches Bindegewebe einschieben, das aber wohl niemals eine vollkommene Mittelschicht bildet, sondern auf vereinzelte indifferente Mesenchymzellen beschränkt bleibt (Fig. 7, Taf. XXV).

Fig. 126.



Halbschematischer Längsschnitt durch den Vorderrand des abvisceralen Ostiums und die Ursprungsstelle des Hypobranchialgefässes einer *Ciona intestinalis*. $^{325}/_{1}$.
bb = Blutbahn in dem das Pericard umgebenden Bindegewebe; *bg* = Bindegewebsschicht; *en* = Endothel des Ventralsinus; *ep* = Epicard oder Wandung der Perivisceralhöhle; *hh* = Herzhöhle; *hw* = Herzwandung mit Fibrillen, Myocard; *mz* = Muskelzellschicht um das Gefässendothel; *ph* = Pericardialhöhle; *pw* = Pericardialwand; *vs* = Ventralsinus.

Diese die grossen Gefässstämme umgebende Muskelschicht hat eine ganz andere morphologische Bedeutung, als die Herzmuskulatur. Denn während diese dadurch entsteht, dass quergestreifte Fibrillen an der Basis einer Epithelschicht, des Myocards, abgesondert werden, bildet sich jene aus der Aneinanderlagerung ursprünglich vereinzelter, bindegewebsähnlicher Mesenchymzellen, die sich zu Muskelfaserzellen verwandelt haben, und vielleicht sind die eben erwähnten Mesenchymzellen, die gelegentlich zwischen dem Gefässendothel und der Muskelschicht angetroffen werden, solche Elemente, die ihre Differenzirung noch nicht vollendet haben. Es ist daher nicht zutreffend, wenn Roule (1884) den Unterschied zwischen gewissen Stellen der Hauptgefässstämme und dem Herzen nur darin sieht, dass in dem letzteren die Fasern zahlreicher sind und eine vollständige Lage bilden, an den Gefässen dagegen spärlicher sich finden und vereinzelt bleiben.

Ebenso ergiebt sich aus dem geschilderten Bau der Gefässwandungen, dass es durchaus unzulässig ist, wie Roule und vor ihm besonders Heller (1874) angenommen haben, das Herz und Ventralgefäss „nur als Abschnitte eines grösseren zusammenhängenden Gefässstamms, der in seiner ganzen Länge contractil ist und die Fortbewegung des Blutes bald in der Richtung nach vorn, bald nach rückwärts vermittelt" anzusehen. Dass auch die die Hauptgefässe umgebenden Muskelfasern für die Fortbewegung des Blutes nicht ganz ohne Bedeutung sein werden, möchte ich zwar ebenfalls annehmen, aber diese ihre Leistung wird doch vielleicht gegenüber der treibenden Kraft des Myocards so sehr in den Hintergrund treten, dass man mit Recht, wie es oben (p. 520) geschehen ist, die Regulirung der wechselnden Strömungen überall als lediglich vom Herzen veranlasst betrachten darf. In den Fällen, in denen die Muskulatur an der Wurzel des ventralen Hauptstamms besonders mächtig entwickelt ist, mag es vielleicht bei der Präparation des abgetödteten Thieres nicht immer ganz leicht sein, die Grenze gegen das Herz hin mit voller Sicherheit festzustellen, und es möchte dann vielleicht in der That bei weniger eingehender Untersuchung der Irrthum nahe liegen, Herz und Gefässstamm als zwei gleichwerthige Abschnitte eines grossen ventralen Sinussystems anzusehen. Jedoch lehrt jeder Längsschnitt durch die Region des Ostiums sofort den wesentlichen Unterschied zwischen dem centralen und peripheren Theil des Gefässapparates und zeigt, wie diese beiden ursprünglich getrennten und verschiedenen Theile erst durch nachträgliche Verwachsung inniger mit einander sich verbunden haben (Textfigur 126). Der Gegensatz und die Grenze zwischen der epithelialen Muskulatur des Herzens und den Muskelfaserzellen des Gefässes sind dann unverkennbar.

d. Während in den zuletzt beschriebenen Fällen die in verschiedenen Richtungen verlaufenden Muskelfasern ein besonderes Gefässendothel umgeben, fehlt dieses in den kleineren Gefässen der Monascidien und bei den meisten Synascidien an allen oder doch den meisten Stellen; und wenn daher hier im Bereiche der Gefässe Muskelfaserzüge auftreten, so werden sie häufig direct vom Blut bespült (s. Fig. 9 und 10, Taf. XIX), oder sind nur durch eine zellenfreie, dünne Gallertschicht von der Flüssigkeit getrennt. In der Regel verlaufen dann die Blutbahnen in der Längsrichtung der sie begrenzenden Muskelstämme, wenngleich auch zahlreiche kürzere Verbindungscanäle vorkommen, die die Muskelstränge quer oder schräg durchsetzen. Dieses Verhalten, dass die Gefässwandungen zum Theil direct von Muskeln gebildet werden, ist in den muskelreichen Leibeswandungen der grösseren Ascidien sehr häufig zu beobachten, und das ursächliche Moment ist darin zu suchen, dass die verhältnissmässig mächtige Leibesmuskulatur der guten Ernährung wegen einer reichen Umspülung mit Blutflüssigkeit bedarf. Da ein geschlossenes capillares Endothel der Gefässe fehlt, muss das geschilderte Vorkommen zur Entwickelung gelangen.

Besonders auffallend erscheinen diese Beziehungen zwischen Blutbahnen und Muskelsträngen im Kiemendarm vieler einfachen und zusammengesetzten Ascidien. Es ist bereits oben (p. 496) erwähnt worden, dass in den die Peribranchialräume durchsetzenden Trabekeln grosser Ascidien neben den Blutbahnen Muskelstränge vorkommen, die ringförmig oder in der Längsrichtung verlaufen. Zum Theil sind die Blutbahnen direct von den Muskeln begrenzt, und stellenweise kann die grosse centrale Blutbahn des Trabekels vollständig von einer Ringmuskelschicht umgeben sein, so dass das Gefäss wie ein Hohlmuskel erscheint (vgl. Fig. 6, Taf. XXII).

Auch in dem primären Gitterwerk der Kieme in und an den feinen capillaren Blutbahnen treten oft sehr zahlreiche und regelmässig angeordnete Muskelzellen auf, deren Bedeutung wohl auch vornehmlich darin bestehen dürfte, zur Fortbewegung des Blutes mit beizutragen. In den grösseren Quergefässen erster Ordnung der Monascidien (*Ciona intestinalis* u. a.) sind diese quer verlaufenden Muskelstränge meist ziemlich ansehnlich und stark, aber auch bei vielen kleineren Synascidien kommen, worauf zuerst Lahille, Herdman und Maurice hingewiesen haben, in den Quergefässen Muskelfaserzüge vor, über deren Verlauf im folgenden XI. Kapitel näher berichtet werden soll. Ebenso finden sich gelegentlich in den Längsgefässen Muskelstränge (*Diplosomoides molle*, *Polycarpa viridis*). Alle diese Muskelfaserzellen gehören dem die Blutbahnen umgebenden Mesenchym an; da aber dieses zwischen den beiden Epithelien der Kiemenwand immer nur spärlich auftritt, bilden häufig die Muskelzüge die Gefässgrenzen, und bei stärkeren Contractionen der Thiere kommen dann die Faserzüge ganz innerhalb der Blutsinus zu liegen (Lahille).

Abgesehen von den eben erwähnten Trabekelgefässen, ist auch an anderen Stellen zuweilen die ganze Blutbahn von einer zusammenhängenden Muskelfaserschicht umschlossen, und das Gefäss erscheint dann durchaus wie ein Hohlmuskel. Dieses Verhalten findet sich sehr scharf ausgeprägt in den röhrenförmigen Mantelgefässen vieler Synascidien und ist bereits oben (p. 243) geschildert worden; zweifelhaft blieb es dagegen, ob die sogenannten Spiralfasern, die die Blutbahnen in den Doppelgefässen des Cellulosemantels umschliessen, ebenfalls als muskulös angesehen werden dürfen (s. oben p. 245). —

Nicht unerwähnt darf es an dieser Stelle bleiben, dass sich bei einer Anzahl Ascidien, bei denen im Mesenchym Kalkspicula zur Entwickelung gelangen, kalkige Bildungen auch in den Blutgefässen finden. Das gilt im Besonderen von den Gattungen *Rhabdocynthia* und *Culeolus*, bei denen häufig auch grössere Blutbahnen von Spiculis gestützt und durchsetzt erscheinen, so dass die Lumina klaffend bleiben und nicht so leicht collabiren (Herdman).

b. Der Verlauf der Blutbahnen.

Während die Lage und der Verlauf der grossen Hauptblutbahnen bei allen Ascidien im Wesentlichen sich gleichen, treten im Verhalten der kleineren Gefässe und namentlich der capillaren Verzweigungen in der Leibeswand und an den Eingeweiden recht bedeutende Unterschiede auf. Solche Verschiedenheiten finden sich nicht nur zwischen den verschiedenen Arten und Gattungen, sondern auch innerhalb einer Species bei verschiedenen Individuen. Schon Lacaze-Duthiers und Delage (1892) haben mit Recht hervorgehoben, dass man unter den Cynthien kaum zwei Individuen einer Art auffinden dürfte, deren Gefässverzweigungen nach Injectionen das gleiche Aussehen darbieten würden. Zum Theil mag das allerdings, wie jene Autoren annehmen, daraus sich erklären, dass nicht alle Abschnitte des weit verzweigten Sinussystems gleichmässig sich mit der Injectionsmasse füllen, sondern je nach Zufall die Flüssigkeit vorwiegend in die einen oder anderen Canäle eingespritzt wird, so dass das Bild der dendritischen Gefässverästelungen immer anders erscheinen muss. Aber ich glaube nicht, dass das die einzige Ursache der Verschiedenheit ist, sondern ich nehme thatsächlich vorhandene individuelle Unterschiede im Verlauf der Gefässverzweigungen an, wie sie sich aus der Untersuchung von Schnittserien auch durch solche Thiere ergeben, die vorher nicht injicirt wurden.

Auf eine genauere Darstellung des Verlaufs und Vorkommens dieser kleineren, fast immer wandungslosen Blutbahnen kann hier nicht eingegangen werden. Die verwickelten netzartigen Verzweigungen lassen sich ohne zahlreichere Illustrationen kaum anschaulich genug schildern, und überdies zeigt die grosse Variabilität, dass ein allgemein typisches Verhalten nicht nachweisbar ist. Bei der Beschreibung der grösseren Gefässstämme und Blutbahnen erhebt sich insofern eine Schwierigkeit, als in der Benennung der verschiedenen Gefässe eine grosse Unsicherheit besteht und eine einheitliche Nomenclatur bisher nicht erreicht werden konnte.

Manche Autoren (Lacaze-Duthiers) haben, wenn auch nicht alle Blutgefässe, so doch einen grossen Theil entweder als Arterien resp. Aorten oder als Venen bezeichnet. Ich glaube nicht, dass es zweckmässig sein möchte, bei Tunicaten überhaupt diese Bezeichnungen der Gefässe anzuwenden, denn da die Richtung des Blutstroms periodisch sich ändert, wechselt gleichzeitig auch die Bedeutung der Arterien und Venen, indem die zuerst als Venen das Blut in das Herz führenden Stämme nunmehr als Arterien thätig sind, und umgekehrt die früheren Arterien jetzt zu Venen geworden sind. Glaubt man aber, ohne die Namen Arterien und Venen nicht auskommen zu können, so muss dann wenigstens der Standpunct consequent eingehalten werden, dass alle Namen gleichzeitig für eine ganz bestimmte Contractionsrichtung des Herzens zutreffend gewählt erscheinen. Man wird sich daher zunächst schlüssig

machen müssen, ob man bei abvisceralen Contractionen das hintere Herzende oder bei advisceralen das vordere als venös betrachten und dementsprechend entweder den vorderen ventralen Sinus, oder den hinteren, zu den Eingeweiden ziehenden Gefässstamm als eine Aorta bezeichnen soll. Bei dem häufigen Ueberwiegen der advisceralen Pulsationen (vgl. oben p. 523) lässt sich die letztere Auffassung, die auch in den Abbildungen auf Taf. XXIV ihren Ausdruck gefunden hat, bis zu einem gewissen Grade rechtfertigen. Verfehlt aber ist es und nicht zu billigen, wenn sowohl vom vorderen, wie vom hinteren Herzende ausgehende Gefässe als Aorten oder Arterien bezeichnet werden. So nannte z. B. Lacaze-Duthiers den am Hinterende des Herzens entspringenden, die Eingeweide versorgenden Gefässstamm aorte viscérale resp. artère gastrique, und gleichzeitig den vom Vorderende ausgehenden Ventralsinus: aorte branchio-cardiaque, und er gründete diese Namen darauf, dass in den betreffenden Gefässen die Beschaffenheit des Blutes die gleiche sei. Wie die Abbildungen auf Taf. XXIV lehren, führen diese Blutbahnen bei advisceralen Contractionen des Herzens in der That alle mehr oder minder sauerstoffreiches, arterielles Blut. Kehrt sich die Stromrichtung um, so enthalten dann dieselben Gefässe venöses Blut.

Darnach wird man trachten müssen, die Bezeichnungen der Blutgefässe als Venen oder Arterien gänzlich zu vermeiden, und es lässt sich auch in der That ohne sie eine klare Darstellung des peripheren Gefässapparates geben. Die älteren Autoren, die allerdings nur wenige Gefässe kannten und besonders benannten, wählten die Namen derart, dass durch sie die Lagebeziehungen nur im Allgemeinen gekennzeichnet erschienen. So beschrieb Milne Edwards einen „grand sinus thoracique ou ventral“ und einen „sinus dorsal“, in denen das Blut immer in entgegengesetzten Richtungen ströme, so dass immer der eine als Vene, der andere als Arterie functionire. Diese Bezeichnungen werden in der gleichen Form oder nur wenig verändert von vielen Autoren (Heller) bis auf den heutigen Tag angewendet. Da aber ausser diesen beiden Hauptstämmen noch zahlreiche andere zu unterscheiden und zu benennen sind, kann die Namengebung nicht lediglich nach den grossen Körperregionen erfolgen, in denen das Gefäss verläuft, sondern es müssen noch andere Gesichtspuncte massgebend werden.

Lacaze-Duthiers und Roule, die eine grössere Anzahl besonderer Gefässe bei den einfachen Ascidien unterschieden haben, sahen, wenigstens für die kleineren Canäle, von rein topographischen Namen wie „dorsal“ und „ventral“, „vorn“ und „hinten“ ab und benannten sie nach den Organen, die sie durch einen Blutstrom verbinden. Schultze ist allerdings im Recht, wenn er diese Nomenclatur als schwerfällig bezeichnet, ich glaube aber nicht, dass sie entbehrlich ist, wenn man auch die kleineren Gefässe durch einen sofort verständlichen Namen so kennzeichnen will, dass ihr Verlauf und ihre Lage ohne Weiteres klar werden. Denn es scheint mir nicht, dass das Vorgehen, das Vogt und

Yung und neuerdings besonders Schultze beobachtet haben, besser geeignet sei, die Namengebung der Blutgefässe bei Ascidien und Salpen einheitlich und übersichtlich zu gestalten.

Diese Autoren nennen ein jedes Gefäss nur nach dem einen Organ, an das es nach seinem Abgang vom Herzen unmittelbar herantritt. So heissen Milne-Edwards' Ventralsinus: Canalis hypobranchialis, der Dorsalsinus: Canalis branchialis. Ich finde nicht, dass diese neuen Namen einen wesentlichen Vorzug vor den alten aufzuweisen hätten. Denn wenn Schultze den Ventralsinus deshalb nicht mit Roule und Lacaze-Duthiers als Sinus branchio-cardiaque bezeichnen will, weil dieser Name mit gleichem Recht auf den Dorsalsinus der Salpen angewendet werden könnte, wenn die Herzcontractionen in abvisceraler Richtung erfolgen, so ist dagegen einzuwenden, dass Schultze's Bezeichnung Canalis branchialis für den Dorsalsinus der Salpen bei vielen Ascidien sehr viel zutreffender auf den Ventralsinus passen würde, denn das direct aus dem Herzen entspringende und am nächsten zu den Kiemen führende Gefäss ist hier zumeist der Ventralsinus, und nicht die dorsale Blutbahn. Dazu kommt noch das andere Bedenken, dass das eben erwähnte Princip der Namengebung für kleinere Gefässstämme als nicht ausreichend erscheint. An ein und dasselbe innere Organ treten zuweilen von mehreren Seiten Gefässe heran, um sich an ihm capillar aufzulösen. So bemerkt man z. B. am Darmtractus in der Regel einen stärkeren Stamm, der aus dem hinteren Herzende entspringt und von französischen Autoren als artère gastrique bezeichnet wird (Fig. 8, Taf. XXIV); auf ihn würde auch Schultze's Bezeichnung: canalis intestinalis resp. visceralis anwendbar sein. Daneben finden sich aber auch noch andere Gefässverzweigungen, die einen ganz anderen Ursprung haben: an das Intestinum tritt ein starker Gefässstamm, der aus dem Lacunensystem der Leibeswandungen entspringt, und endlich umzieht ein Capillarnetz, das von den hintersten Verzweigungen des Dorsalsinus ausgeht, den Vordertheil des Verdauungstractus. Auf diese Gefässe sind doch, streng genommen, die Schultze'schen Namen canalis intestinalis oder canalis branchialis nicht recht anwendbar, und es zeigt sich daher, dass es durchaus nicht immer am zweckmässigsten ist, in Nomenclaturfragen einen einseitigen principiellen Gesichtspunct in allen Consequenzen starr zur Durchführung zu bringen. Ich werde daher im Folgenden für die verschiedenen Blutgefässe sowohl rein topographische Namen anwenden, als auch ähnliche Doppelnamen, wie sie schon von früheren Autoren gebraucht wurden.

Es ist bereits oben (p. 528) berichtet worden, dass der Verlauf des gesammten Blutgefässsystems sich auf ein sehr einfaches Schema zurückführen lässt (vgl. Textfigur 125). Ein dorsales und ventrales Sinussystem stehen vorn im Bereich des Kiemendarms, hinten bei den Eingeweiden durch zahlreiche Canäle mit einander in Verbindung. Die Herzhöhle

gehört dem ventralen Sinus an, wenngleich sie vielleicht in weitaus der Mehrzahl der Fälle durchaus nicht so weit nach vorn zu liegt, als es die schematische Abbildung zeigt, und ihre Wand entwickelungsgeschichtlich eine vollkommen selbstständig und unabhängig von den Gefässen aufgetretene Bildung darstellt, die zeitlebens auch in histologischer Beziehung sich scharf von diesen unterscheidet. Der vordere Abschnitt des ventralen Sinus führt das Blut vom Herzen direct zu der Kieme, beziehungsweise von dieser zum Herzen zurück, der am hinteren Herzende entspringende versorgt die Eingeweide.

Bei der nachfolgenden Beschreibung des Verlaufs der wichtigsten Blutbahnen werden zunächst die direct aus dem vorderen und hinteren Ende des Herzens entspringenden Gefässe scharf auseinander zu halten sein, ganz unabhängig davon, dass auch der hintere Stamm gelegentlich z. Th. ventral verlaufen kann. Dann werden die Blutgefässe und Sinus zu beachten sein, die nicht mehr durch einen einheitlichen Canal direct mit dem Herzen im Zusammenhang stehen, sondern mit diesem nur indirect durch ein capillares Sinussystem verbunden sind. Doch besteht zwischen diesen beiden Gefässarten nicht immer ein scharfer und durchgreifender Gegensatz, denn es kann neben der indirecten, capillaren Verbindung eines Gefässes mit dem Herzen noch eine mehr directe durch einen stärkeren, ungetheilten Canal gleichzeitig vorhanden sein. Das ist z. B. zuweilen am Hinterende des grossen Dorsalgefässes der Fall.

Ich glaube, dass es leichter möglich sein wird, eine klare Vorstellung von dem complicirten Verlauf des Gefässsystems der Ascidien zu gewinnen, wenn in der folgenden Darstellung die Blutbahnen nicht ausschliesslich nach den eben angeführten Gesichtspuncten in verschiedene Gruppen gebracht werden, sondern wenn bei der Eintheilung auch darauf Rücksicht genommen wird, welche Organe die betreffenden Gefässe zu versorgen haben. Daher gliedert sich uns der Stoff in folgender Weise:

1. Das Hypobranchialgefäss (Canalis hypobranchialis Schultze's, grand sinus thoracique ou ventral Milne-Edwards', Aorte branchio-cardiaque, Sinus de l'endostyl ou sinus ventral Lacaze-Duthiers', Sinus branchio-cardiaque ou sinus branchial inférieur ou ventral Roule's; Ventralgefäss Heller's, Bauchcanal Vogt's, great dorsal branchial channel Hancock's). Aus dem vorderen Herzende entspringt bei allen Ascidien das Hypobranchial- oder Ventralgefäss. Es verläuft dicht beim Endostyl in der Medianebene nach vorn, um sich am vordersten Ende des Kiemendarms in die Flimmerbogencanäle und eine Anzahl feiner Aeste, die nach der Ingestionsöffnung zu verstreichen, aufzulösen. Wohl nur bei den kleinsten Synascidien stellt dieses Ventralgefäss einen besonderer Endothelwandungen durchaus entbehrenden Sinus dar; bei den Monascidien dürfte es, wenn auch vielleicht nicht immer ganz, so doch wenigstens im hinteren Abschnitt von einem Endothel begrenzt und sehr häufig überdies von einer zarten Muskellage umschlossen sein. Gewöhnlich ist das Hypobranchialgefäss unter allen Blutbahnen am leichtesten

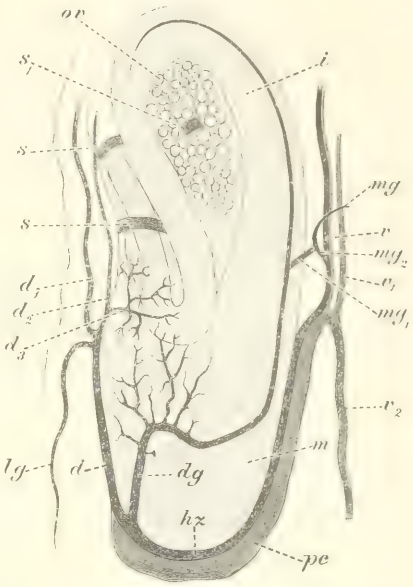
zu erkennen, einmal, weil es eine so beträchtlich sein kann, dass im Endostyls vom Gefässlumen noch figur 116, p. 486), und weil zweitens Endothel und Muscularis häufig gerade hier am schärfsten entwickelt erscheinen.

Nicht immer verläuft aber ventral beim Endostyl nur ein einziger Längsstamm, sondern an Stelle eines einheitlichen Hypobranchialgefässes begegnet man zuweilen zwei oder mehreren kleineren Stämmen, welche neben oder übereinander liegen (vgl. Textfigur 72, p. 347) und meistens nicht vollkommen in ihrer Weite mit einander übereinstimmen (Fig. 7, Tat. XXIV). Auf allen Querschnitten durch die Ventralregion sieht man überdies noch eine meist grössere Zahl kleiner Lacunen getroffen, die schräg oder ringförmig verlaufen, auf kurzen Strecken das grosse Ventralgefäss, von dem aus sie entspringen, begleiten, die aber nur kurz sind und niemals die ganze Länge des Endostyls erreichen. Es ist oft nicht ausführbar, diese Nebenästchen von den Hauptlängsstämmen scharf zu unterscheiden, wenn nur Querschnitte zur Untersuchung vorliegen.

Zuweilen unterscheiden sich die ventralen Längsstämme, wenn mehrere neben einander vorkommen, ziemlich auffallend durch ihren Bau. Das soll z. B. nach Heller bei *Ascidia mentula* der Fall sein, wo im vorderen Körperabschnitt ventral vom Endostyl 2 grössere Gefässstämme dicht neben einander verlaufen (Textfigur 127). Das rechte Gefäss soll in seinem Bau mit dem Herzen im Wesentlichen übereinstimmen*)

sehr ansehnliche Weite besitzt, die Querschnitt der Umfang des ganzen übertroffen wird (vgl. hier Text-

Fig. 127.



Halbschematische Darstellung des Verlaufs der Hauptgefässstämme von *Ascidia mentula*. (Nach Heller, etwas verändert.) d = Dorsalgefäss; d_1 = dorsaler, d_2 = ventraler Ast desselben; d_3 = Verzweigungen des Dorsalgefässes an den Eingeweiden; dg = rechtsseitiges Darmgefäss = rechter Ast des Visceralgefässes, der linke ist nicht sichtbar; hz = Herz; i = Intestinum; lg = dorsaler Stamm für die Leibeswand; m = Magen; mg = Mantelgefäss; mg_1 u. mg_2 = die beiden Wurzeln desselben; ov = Ovarium; pc = Pericard; s u. s_1 = Lacunensysteme um die Eingeweide, durch drei Trabekelgefässe mit den Kiemen verbunden; s = Branchiointestinalgefässe; s_1 = Branchiogenitalgefäss; v = vorderes rechtes Ventralgefäss; v_1 u. v_2 = linker und hinterer Ventralstamm.

*) Da Heller den Bau der Herzwand selbst nicht richtig beurtheilt hat, ist es begreiflich, dass auch seine Darstellung des Baus der Gefässwände nicht ganz zutreffend

und quergestreifte Muskelfibrillen besitzen, während das linke ein etwas feineres Rohr darstellt, nur mit glatten Muskelfasern versehen ist und einen starken Ast nach hinten entsendet, der bis zum Hinterende des Endostyls hinzieht. Einen solchen hinteren Stamm des Hypobranchialgefässes wird man wohl überall da finden müssen, wo das Herz bis weit nach vorn reicht, so dass die Ventralstämme ungefähr in der Mitte des Thieres oder gar noch weiter vorn ihren Ursprung nehmen, während die Kiemen sich bis nahezu an das hintere Körperende ausdehnen. Dieser hintere Kiemenabschnitt kann daher nur von einem besonderen Nebenstamm des vorderen Hypobranchialgefässes aus versorgt werden (Fig. 7, Taf. XXIV).

Die Ventralstämme sind deshalb von besonderer Wichtigkeit, weil sie — bei abvisceralen Contractionen des Herzens — das Blut in die Kiemen führen, denn es entspringen seitlich eine grosse Anzahl kleinerer Quergefässe, die zwischen den beiden Epithelien der Kiemen und in den Quer- und Längsfalten des Kiemendarms verlaufen. Diese Kiemengefässe werden weiter unten noch beschrieben werden. Im vorderen Abschnitt entspringen aus dem Hypobranchialgefäss, wie am Eingang dieses Abschnitts schon bemerkt wurde, die im Flimmerbogen und im ventralen Theil des Ingestionssiphos verlaufenden Gefässstämmchen, während seitlich auf der ganzen Strecke sehr zahlreiche kleine Aestchen ihren Ursprung nehmen, die rechts und links vom Endostyl sich oft so reich verzweigen, dass sie an der Ventralseite des Kiemendarms ein feinmaschiges Gefässnetz entstehen lassen. Ferner entspringen stets aus den Ventralgefässen ein oder mehrere Stämme, die mehr an der Aussenseite in die Leibeswand eintreten und sich in dieser verästeln; und wo besondere Gefässe im Cellulosemantel vorhanden sind, stammen diese mindestens mit einer Wurzel aus dem Hypobranchialgefäss (siehe weiter unten p. 551).

2. **Das Dorsalgefäss** (Sinus dorsal Milne-Edwards', veines du raphé postérieur Lacaze-Duthiers', Sinus viscero-branchial oder Sinus branchial supérieur ou dorsal Roule's, Dorsalstämme Heller's, Eingeweidekiemencanal Vogt und Yung's, great ventral branchial channel Hancock's). Der Bau des Dorsalgefässes zeigt ganz ähnliche Verschiedenheiten wie der des ventralen Stammes. Bei den kleinen Synascidien entbehrt der Dorsalsinus besonderer Wandungen; bei den meisten Monascidien findet sich eine besondere Endothelauskleidung, und zuweilen wird diese noch von einer zarten Muscularis umschlossen, die

ist. Ich glaube nicht, dass in den grossen Ventralstämmen der *Ascidia mentula* das Endothel vollkommen fehlen und, wie Heller angiebt, die Muscularis direct das Lumen begrenzen wird. Eine Uebereinstimmung im feineren Bau der Herz- und Gefässwand wird sicher auch hier nicht bestehen, und daher erscheint auch die Schlussfolgerung hinfällig, die Heller aus seinen Beobachtungen gezogen hat, indem er behauptet: „Herz und Ventralstamm erscheinen mithin nur als Abschnitte eines grösseren, zusammenhängenden Gefässstamms, der in seiner ganzen Länge contractil ist."

sich aus glatten Muskelfasern zusammensetzt. In der Regel verlaufen die Fasern mehr oder minder schräg zur Längsrichtung des Gefässes und liegen ziemlich parallel zu einander, in seltenen Fällen erscheint die Muscularis zweischichtig, indem ausserhalb einer aus quer gerichteten Fasern bestehenden Schicht eine Lage von Längsfasern zur Entwickelung gelangt (*Ascidia mentula* nach Heller).

So wie auf der Ventralseite findet man auch auf der dorsalen sehr häufig nicht nur einen, sondern zwei und auch mehrere Längsstämme. Zuweilen erscheint ein grosses Längsgefäss durch eingewuchertes Bindegewebe auf gewissen Strecken in mehrere kleinere Blutbahnen aufgelöst. Sind zwei grössere Dorsalgefässe vorhanden, so liegen beide gewöhnlich ziemlich genau in der Medianebene übereinander, das eine mehr auswärts, das andere, das Heller „Epibranchialstamm" genannt hat, oft tief in die Dorsalfalte des Kiemendarms eingesenkt (Textfigur 67, p. 336, Fig. 7, Taf. XIX). Nach Heller unterscheiden sich die beiden Dorsalstämme bei *Ascidia mentula* recht auffallend von einander, indem der innere nur von einer einschichtigen Muscularis, der äussere von einer Quer- und Längsfaserschicht umschlossen wird. Nach vorn zu verlaufen die beiden Dorsalgefässe wohl überall im Wesentlichen selbstständig neben einander und verästeln sich auch ein jedes selbstständig; doch können kleinere Verbindungscanäle zwischen beiden an verschiedenen Stellen auftreten. Am Hinterende scheinen sie sich dagegen zumeist zu einem unpaaren Medianstamm zu vereinigen.

Das Hinterende des Dorsalsinus verhält sich sehr verschieden. Selten kann man, wie es nach den Untersuchungen Heller's bei der Gattung *Ascidia* der Fall sein soll, das Dorsalgefäss als einen grossen einheitlichen Stamm nach hinten zu bis an das Hinterende des Herzens verfolgen (Textfigur 127, Textfigur 47, p. 249). Zumeist löst sich der hintere Abschnitt des Gefässes in kleinere Canäle und Blutsinus auf (Dorsointestinal- oder Dorsoviscerale), die die Eingeweide umgeben, so dass — bei advisceralen Herzcontractionen — das Dorsalgefäss nicht direct aus dem Herzen, sondern erst aus dem den Darm umgebenden Capillarsystem das theilweise bereits venös gewordene Blut erhält. (Molguliden nach Lacaze-Duthiers. Vgl. Fig. 5 und 6, Taf. XXIV). Neben dieser capillaren Verbindung mit dem hinteren Herzende kann gleichzeitig noch die directe durch einen gröberen Gefässstamm bestehen. — Bei den Cynthideen (*Polycarpa varians*, Fig. 8, Taf. XXIV) spaltet sich nach Lacaze-Duthiers und Delage das Hinterende des Sinus dorsalis in drei Aeste: einen mittleren, einen stärkeren links und einen schwächeren rechts vom Oesophagus verlaufenden; alle drei lösen sich am Verdauungstractus in ein capillares Sinussystem auf. Bei *Molgula* fand Lacaze-Duthiers, dass das Dorsalgefäss in zwei starke Aeste sich gabelt, die an den Vorderabschnitt des Verdauungstractus herantreten und besonders im Bereich der Leber unter vielen Verzweigungen ein Capillarnetz bilden. Bei ad-

visceralen Pulsationen führen diese Capillaren venöses Blut, und Lacaze hat daher, vielleicht aber nicht sehr passend, die beiden Hinteräste des Dorsalsinus veines hépatiques genannt.

Besonders eingehend hat Roule das Verhalten der hinteren Dorsalgefässendigungen bei *Ciona intestinalis* beschrieben. Auch hier lassen sich im Allgemeinen drei starke Aeste unterscheiden. Der eine Seitenast löst sich am Oesophagus und Magen in ein reiches Capillarsystem auf, das mit dem in der Magenregion liegenden Sinussystem des Visceralgefässes im Zusammenhang steht; Roule hat diese Verzweigungen als branches stomaco-branchiales bezeichnet. Der Mittelast verzweigt sich am Ovarium (branches ovario-branchiales), und diese Ovariallacunen stehen auch mit denen des Magens in Verbindung (branches stomaco-ovariennes), so dass dieser Mittelast in seinem ganzen Verlaufe, bis er an die Endigungen des Visceralgefässes herantritt, gleichsam zwei aufeinanderfolgende capillare Auflösungen erfährt. Der linke Seitenast breitet sich mit seinen zahlreichen Verzweigungen am Intestinum aus (sinus intestinobranchial).

Am Vorderende löst sich der Dorsalsinus in ein feines Lacunensystem auf, das Ganglion, Neuraldrüse und Flimmergrube umspinnt und sich bis zur Spitze des Mundsiphos fortsetzt, während seitlich die den Flimmerbogen durchsetzenden Blutbahnen aus- resp. eintreten. Sind zwei Dorsalgefässe vorhanden, so scheint nur der innere Epibranchialstamm vorn mit den Flimmerbogengefässen direct im Zusammenhang zu stehen, der äussere dagegen den Sipho und die Mundtentakel zu versorgen (Heller).

Während seines Verlaufs giebt der Dorsalstamm zahlreiche Seitenzweige ab. Von der grössten Bedeutung sind die in die Kiemen führenden Canäle, die eine Verbindung mit dem Hypobranchialgefäss herstellen. Ferner entspringen namentlich im vorderen Abschnitt zahlreichere kleinere, zuweilen auch nur sehr wenige, manchmal nur eine, grössere, weit verzweigte Blutbahnen, die die Leibeswandung versorgen (Fig. 5, Taf. XXIV). Da, wo zwei Dorsalgefässe nebeneinander verlaufen, finden sich überdies mehr oder minder zahlreiche kleine Verbindungscanäle, deren schon oben gedacht wurde. Die Kiemengefässe scheinen dann immer nur in den inneren Dorsalstamm zu münden, während die die Leibeswand versorgenden Aeste hauptsächlich vom äusseren Stamm ihren Ursprung nehmen (Heller).

3. **Die Gefässe des Kiemendarms.** Die an den Kiemendarm herantretenden Gefässe haben in erster Linie respiratorische Bedeutung, wenngleich nicht alle für die Athmung von gleich grosser Wichtigkeit sind. Ein grosser Theil dieser Gefässe ist überdies dadurch bedeutungsvoll, dass durch ihn allein eine directe Verbindung zwischen den beiden bisher behandelten ventralen und dorsalen Gefässstämmen geschaffen und der Kreislauf des Blutes ermöglicht wird. Die im ganzen Bereich des

Kiemendarms auftretenden Gefässe und Blutbahnen sind recht verschiedenartig. Im vordersten Abschnitt werden wir zu unterscheiden haben die Tentakelgefässe und dicht dahinter die im Flimmerbogen verlaufenden Canäle. Sehr verwickelt gestaltet sich der Gefässverlauf in den eigentlichen Kiemen, in denen stets in sehr verschiedenen Richtungen verlaufende, grössere und kleinere, oft netzförmig verästelte, mit einander anastomosirende Canäle und Lacunen angetroffen werden.

a. Die Tentakelgefässe. Die Art und Weise, wie die Mundtentakel mit Blutgefässen versehen werden, ist nicht überall die gleiche. Es müssen auseinander gehalten werden die meist ringförmig verlaufenden Gefässe des Tentakelträgers und die in die einzelnen Tentakel selbst eintretenden und sich hier oft verzweigenden Tentakelgefässe im engeren Sinne.

Am genauesten lautet die Darstellung, die Lacaze-Duthiers (1874) für *Molgula* gegeben hat. Hier verlaufen im Inneren des ringförmigen Tentakelträgers, dem die verzweigten Tentakel aufsitzen, zwei geschlossene Ringsinus parallel neben einander. Der eine, das hypobranchiale Tentakelträgergefäss, das Lacaze-Duthiers cercle inférieur aux tentacules ou couronne artérielle nennt, entspringt als ein starkes, in der Medianebene ventral verlaufendes Gefäss dem Hypobranchialstamm. Der andere, der dorsale Ringsinus des Tentakelträgers, die veine circulaire de la base de la couronne Lacaze-Duthiers', steht mit dem Dorsalgefäss, und zwar mit dem äusseren Stamm, wenn zwei vorhanden sind, durch einen starken Gefässast in Verbindung, der dorsal ziemlich genau in der Medianebene hinzieht. In einen jeden Tentakel tritt aus jedem der beiden Ringgefässe des Tentakelträgers ein Gefässstämmchen ein (hypobranchiales resp. dorsales Tentakelgefäss), um sich hier in einer typischen Weise zu verzweigen und capillar aufzulösen (Fig. 4, Taf. XXIV), so dass das Blut, das durch das eine Gefäss in den Tentakel eingeführt wird, durch das andere wieder abströmt, nachdem es sauerstoffreicher geworden ist. (Vgl. über die respiratorische Bedeutung der Mundtentakel oben p. 280).

In so typischer Regelmässigkeit erscheint aber wohl nur sehr selten der Gefässapparat der Tentakelregion. So wie meist in jedem Tentakel nur ein einziges Blutgefäss nachweisbar ist, kann man häufig auch im Tentakelträger nur einen Ringsinus erkennen, in dem das Blut abwechselnd nach der einen oder anderen Richtung strömt. Selbst bei grossen Monascidien (Cynthien) kann ein scharf differenzirtes, circuläres Tentakelträgergefäss fehlen, und in der Nähe der Tentakelbasen finden sich dann nur mehr oder minder unregelmässig vertheilte Sinus, die nach hinten zu in die Blutbahnen des Flimmerbogens und der Kiemen sich fortsetzen, nach vorn zu aber in jeden Tentakel ein feines Gefäss entsenden (Lacaze-Duthiers und Delage).

b. Das Flimmerbogengefäss (Sinus coronal Lacaze-Duthiers'). Die Vorderenden des Dorsalgefässes und des Hpobranchialstammes stehen

bei allen Ascidien durch einen circulären Blutcanal in Verbindung, dessen Verlauf durch den Flimmerbogen bestimmt wird. Dieses Flimmerbogengefäss liegt stets in der den Flimmerbogen bildenden Horizontalfalte des vorderen Kiemendarmepithels und kann, bei kleinen Ascidien wenigstens, zum Theil direct vom Entodermepithel nach innen zu begrenzt werden (Fig. 1, Taf. XVIII). Zumeist aber ist es ganz vom Bindegewebe, beziehungsweise von der die Leibeshöhle erfüllenden Gallerte umschlossen und besitzt, oft nur stellenweise, Endothelwandungen. Häufiger scheinen nicht ein einheitliches Ringgefäss, sondern mehrere parallel verlaufende, vielfach miteinander communicirende Blutbahnen vorhanden zu sein, doch ist es nicht leicht, darüber ohne Ausführung von Injectionen bei der Untersuchung der Schnittserien sichere Aufklärung zu gewinnen (vgl. Fig. 2—5, Taf. XVIII). Zuweilen ist ein besonders grosses Ringgefäss in den Präparaten leicht zu verfolgen (*Ciona*, *Phallusia*), die Deutung der kleineren benachbarten Blutbahnen aber bleibt öfters unsicher (Textfigur 62, p. 326; Textfigur 63, p. 330).

Während das Flimmerbogengefäss ventral und dorsal von den Hypobranchial- und Dorsalgefässen abwechselnd das Blut erhält oder in sie abfliessen lässt, führen an verschiedenen Stellen eine Anzahl kleinere Längscanäle von hinten her aus dem Kiemendarm und von vorn aus der Tentakelregion und dem Mundsipho die Blutflüssigkeit zum Flimmerbogen hin oder auch von diesem nach jenen Regionen ab.

c. Die Kiemengefässe. Der Verlauf und die Anordnung der Blutbahnen der Kieme werden vollständig von der Beschaffenheit der Spiracula und Faltungen des äusseren und inneren Kiemenepithels bestimmt. Es sind demnach zu unterscheiden die interspiracular im primären Gitterwerk und die im secundären inneren oder äusseren Gerüst verlaufenden Bahnen. Da diese alle durchaus den bereits ausführlich im VII. Kapitel beschriebenen interspiracularen Längs- und Querzonen, den inneren Längs- und Quergefässen des Kiemendarms entsprechen, kann hier von einer eingehenden Behandlung des Gefässverlaufs abgesehen werden.

Die Gefässe im primären Gitterwerk der Kieme verlaufen, wenn die Spiracula schlitzförmig oder rundlich sind, transversal und longitudinal, sich annähernd senkrecht kreuzend, so dass an den Kreuzungsstellen ein Blutaustausch erfolgen kann. Sind die Kiemenspalten spiralförmig, so erscheinen auch die Gefässe zum grossen Theil spiralig aufgerollt, stehen aber auch dann noch durch Quer- und Längscanäle alle mit einander in Verbindung. Auch im secundären Gitterwerk unterscheidet man, abgesehen von den oben (p. 424) beschriebenen unregelmässigen Faltungen, fast immer nur Quer- und Längsgefässe, die miteinander und mit den interspiracularen Gefässen communiciren. An verschiedenen Stellen der Kieme können sowohl die längs- wie querverlaufenden Blutbahnen in ein System feinerer, capillarer Röhren sich verzweigen.

In den complicirter gebauten Kiemen der meisten Monascidien sind die Transversalgefässe von verschiedener Stärke, so dass wir oft sehr regelmässig angeordnete Bahnen erster, zweiter und dritter Ordnung unterscheiden konnten. Alle Quergefässe stellen circuläre Verbindungen zwischen dem grossen Dorsal- und dem Hypobranchialgefäss dar; sie verhalten sich in dieser Beziehung genau so, wie das weiter vorn gelegene Flimmerbogengefäss, nur dass bei diesem die respiratorische Bedeutung vielleicht etwas mehr zurücktritt. Wie schon oben bemerkt wurde, werden die Transversalgefässe häufig von Muskelfaserzügen begleitet, gestützt und umschlossen oder durchsetzt. Sind zwei Dorsalgefässe vorhanden, so nimmt in der Regel das innere alle transversalen Kiemengefässe auf; finden sich ventral zwei Hypobranchialstämme nebeneinander, so entspringen aus dem rechten die Kiemengefässe der rechten, aus dem linken die der linken Kiemenhälfte. Aus den grösseren Transversalgefässen erster und auch zweiter Ordnung nehmen die Trabekulargefässe ihren Ursprung, die die Peribranchialräume durchsetzen und in die Leibeswand übertreten (s. unten p. 548).

Die Längsgefässe der Kieme empfangen ihren Inhalt fast ausschliesslich von den Quergefässen und geben ihn auch zum grössten Theil an diese wieder ab. Die hinteren Enden münden vielleicht nicht immer alle in die hintersten Transversalgefässe ein, sondern es mag vorkommen, dass ein oder das andere Längsgefäss direct mit dem Hypobranchial- oder Dorsalgefäss im Zusammenhang steht; auch schien es mir, dass zuweilen einzelne Längsblutbahnen sich nach hinten zu beträchtlich über das letzte Quergefäss der Kieme hinaus erstrecken und in dem die Eingeweide umgebenden Lacunensysteme endigen. Die Vorderenden mancher Längsgefässe ragen ebenfalls über die vordersten Quergefässe hinaus und münden in den Flimmerbogensinus. Vereinzelte ziehen noch weiter in den Mundsipho hinein und verlieren sich endlich in diesem, indem sie sich immer mehr fadenförmig verjüngen oder unter dendritischen Verzweigungen allmählich auflösen. (Vgl. über den Verlauf der Kiemengefässe bei *Ciona* Fig. 1, 2, 6, Taf. XXIV).

Etwas verschieden von diesem Verhalten, das man mit Recht als das typische für die ganze Ascidienklasse wird ansehen dürfen, fand Lacaze-Duthiers die Kiemengefässe bei *Molgula*. Zum Theil hängen vielleicht die Besonderheiten bei dieser letzteren Form damit zusammen, dass hier wohl ausgebildete Infundibula auftreten, denen bis zu einem gewissen Grade eine gruppenweise Anordnung der Kiemengefässe entspricht, während sonst in der Regel die Gefässverzweigungen in allen Theilen der Kieme sich ziemlich gleichartig verhalten. Die bemerkenswertheste Eigenart der Molgulidenkieme scheint mir aber nach Lacaze-Duthiers' Darstellung darin zu bestehen, dass in allen gröberen Quer- und Längsbahnen der Kieme, theilweise auch in den feineren und feinsten, nicht nur ein Gefäss, sondern zwei parallel nebeneinander, das eine mehr aussen, das andere dem Kiemendarmlumen genäherter, verlaufen und durch

capillare Sinus miteinander verbunden sind. So bilden also hier die Kiemengefässe gewissermassen zwei parallel übereinander liegende, vielfach verbundene Netzwerke. Das äussere steht mit den Blutbahnen der Leibeswandung und der Eingeweide in näherem Zusammenhang, und Lacaze-Duthiers bezeichnete diese Gefässe als veines branchiales. Das innere Gefässnetz (artères branchiales) geht in das Hypobranchialgefäss über und führt das arteriell gewordene Blut bei advisceralen Pulsationen dem Herzen zu (Fig. 3, Taf. XXIV).

4. **Das Visceralgefäss** (Canalis intestinalis Schultze's, Herzeingeweidecanal Vogt's, Eingeweidegefässe Heller's, aorte viscérale, sinus cardio-visceral ou cardio-splanchnique, artère gastrique etc. Lacaze-Duthiers' und Roule's). Aus dem hinteren Herzende entspringt bei allen Ascidien ein starkes, die Eingeweide versorgendes Gefäss: das Visceralgefäss. Bei den meisten Formen ist es die einzige Blutbahn, die sich hinten in das Herz öffnet, bei *Ascidia* thut dies, wie oben schon erwähnt wurde, auch der Dorsalsinus.

Das Visceralgefäss tritt, in verschiedener Weise sich verzweigend, an verschiedene Abschnitte des Darms heran. Bei *Polycarpa varians* gelangt der von Lacaze und Delage als artère gastrique bezeichnete Gefässstamm direct an den Magen, um sich hier und am Intestinum capillar aufzulösen (Fig. 8, Taf. XXIV). Bei *Ascidia* theilt sich das Visceralgefäss unmittelbar an seiner Ursprungsstelle in zwei Aeste, so dass diese selbstständig aus dem Herzen zu treten scheinen. Der kleinere, linke versorgt die linke Hälfte des Magens, Oesophagus und Intestinums, der grössere, rechte die rechte Seite. Die feineren Verzweigungen dieser Stämme stehen schliesslich mit Sinussystemen im Zusammenhang, die im Bereiche der Geschlechtsorgane und des hinteren Intestinalabschnittes sich ausbreiten (Textfigur 127). Auch bei *Ciona* spaltet sich das Visceralgefäss, nachdem es die visceralen Herzgefässe oder Viscero-coronariae, kleinere Seitenäste für Herz und Pericard, abgegeben hat und in der Nähe des Magens angelangt ist, in zwei Stämme, die Roule branches terminales antérieures und postérieures genannt hat, weil sie sich unmittelbar an der Gabelungsstelle sofort dendritisch verzweigen. Die branches antérieures versorgen hauptsächlich den Magen (daher sie auch die Bezeichnung Magenarterien, Magengefässe oder Stomaco-visceraläste führen), doch öffnen sie sich auch direct in die Lacunen, welche das Ovarium und den vorderen Darmtractus umgeben und auch den benachbarten Theil der Leibeswand (durch die Viscerodermaläste) versorgen. Die branches postérieures umschliessen besonders das Intestinum und werden daher auch sinus stomaco-intestinal oder Viscero-intestinalgefässe genannt (Fig. 1 und 6, Taf. XXIV).

Die beiden Aeste des Visceralgefässes finden sich in etwas veränderter Weise auch bei *Molgula* wieder (Fig. 7, Taf. XXIV). Das Visceralgefäss tritt, nachdem sich ein starker Seitenast nach den rechtsseitigen Geschlechts-

organen und dem äusseren Cellulosemantel abgezweigt hat, als aorte cardio-splanchnique an die Leberregion des Darmtractus heran und gabelt sich in zwei Stämme. Der eine (aorte viscérale postérieure ou externe, vaisseau gastro-hépatique postérieur, superficiel ou externe) umzieht mit seinen Verzweigungen die Leber und senkt sich auch in die Leibeswand ein. Der andere Stamm (aorte viscérale antérieure ou interne, rameau antérieur interne ou profond) verästelt sich selbst wieder in variabler Weise; doch lassen sich im typischen Fall drei Aeste unterscheiden. Der erste dieser Zweige (rameau inférieur) bildet rechts an der Leber ein Capillarnetz; der Mittelast löst sich in ein gröberes Gefässnetz auf, aus welchem ein starkes Gefäss für jedes Geschlechtsorgan, der Viscero-genitalast (artères génitales), hervorgeht, und der dritte Zweig (rameau supérieur ou profond) versorgt hauptsächlich das Intestinum mit seinem als artères intestinales bezeichneten Abschnitt (Lacaze-Duthiers).

Aus dem Visceralgefäss geht, wie eben schon für *Molgula* angedeutet wurde, eine der beiden Wurzeln des Cellulosemantelgefässes hervor (vgl. das Nähere weiter unten p. 551).

Das Visceralgefäss führt, wenn das Herz sich in advisceraler Richtung contrahirt, fast ausschliesslich arterielles Blut in allen seinen eben geschilderten feinsten Verzweigungen, durch die es die Eingeweide versorgt. In diesem capillaren Sinussystem wird das Blut mehr oder minder stark venös, und es hat daher Lacaze-Duthiers alle die Gefässe, die sich an die Endverzweigungen des Visceralgefässes anschliessen, und — bei weiteren advisceralen Pulsationen — das venöse Blut vom Herzen noch mehr entfernen und den Kiemen zuführen, als Venen bezeichnet.

Nur zum Theil gehören die Gefässe, die das Blut von den capillaren Endbäumchen des Visceralgefässes aufnehmen, bereits direct dem grossen Dorsalgefäss an, indem sie dessen hinterste Aeste darstellen. So ist bereits oben (p. 541) erwähnt worden, dass bei *Polycarpa*, *Ciona*, *Molgula* die vom Hinterende des Dorsalsinus ausgehenden Stämme (bei *Molgula* als sog. veines hépatiques) das Blut aus dem besonders den vorderen Darmabschnitt umgebenden Sinussystem beziehen, eventuell zu ihm hinleiten.

Ein anderer grosser Theil des Blutes aber, das durch das Visceralgefäss zu den Eingeweiden geleitet wird, fliesst nicht direct dem Dorsalsinus zu, sondern wird durch besondere Gefässe und Bahnen direct oder auf Umwegen in die Kiemen geschafft. Für *Molgula* sind durch Lacaze-Duthiers eine ganze Reihe solcher „Venen" beschrieben worden. Das von einem Ast des Visceralgefässes zu den Geschlechtsorganen gebrachte Blut wird durch zwei Genitobranchialgefässe (veines génitales) in zwei grössere Transversalgefässe des Kiemendarms geführt (vgl. das Schema in Fig. 5, Taf. XXIV), und ebenso strömt das Blut aus den das

Intestinum umgebenden Sinus durch ein oder mehrere (3—4) Intestinobranchialgefässe (veines intestinales) in die Quergefässe der Kieme ein. Die in die Leibeswand eingetretenen Verzweigungen des Visceralgefässes stehen durch ein complicirtes Röhrensystem mit den anderen Gefässen der Leibeswand (veines palléales) im Zusammenhang, und auch ihr Blut gelangt füglich durch die Trabekulargefässe zur Kieme. Auch bei *Ascidia* wird nach Heller das die Eingeweide umspülende Sinussystem nicht nur mit dem Dorsalgefäss, sondern gleichzeitig noch durch drei grosse Gefässstämme, die den linken Peribranchialraum als Trabekulargefässe durchsetzen, mit der Kieme verbunden. Ein Stamm (Genitobranchial- oder Branchiogenitalgefäss) entspringt aus den Sinus, die die Geschlechtsorgane umgeben, zwei andere (Branchiointestinal- oder Intestinobranchialgefässe) gehen von den den hintersten Darmabschnitt versorgenden Capillaren aus (vgl. Textfigur 127).

Etwas einfacher scheint sich dieser ganze Theil des Gefässapparates nach den Beobachtungen von Lacaze-Duthiers und Delage bei den Polycarpen zu verhalten. Hier nehmen die drei Endzweige des Dorsalsinus einen guten Theil der terminalen Visceralgefässästchen in sich auf, während der Rest seinen Inhalt an die Gefässe der Leibeswand abgiebt. Unter diesen letzteren fällt besonders das Dermatointestinalgefäss (veine intestinale) als ein starker Stamm auf, der das Blut der den Intestinalabschnitt umgebenden Capillaren in die Leibeswand überführt (Figur 8, Tafel XXIV).

5. **Die Trabekelgefässe** (Verbindungsgefässe oder Commissuren Heller's, sinus dermato-branchiaux Roule's, sinus pariéto-branchiaux oder veines palléo-branchiales Lacaze-Duthiers'). Es ist bereits oben (p. 497) ausgeführt worden, dass die die Peribranchialräume und Cloake durchsetzenden Trabekel nicht nur als Stützapparate für die Kieme Bedeutung haben, sondern auch deshalb von Wichtigkeit sind, weil sie Blutgefässe führen, durch welche die Kiemen- und Leibeswandgefässe miteinander verbunden werden. In den kleinen Trabekeln verläuft nur eine einzige feine Blutbahn (Fig. 5, Taf. XXII); in den grossen findet man fast immer mehrere, die annähernd gleich stark sein oder auch sehr erheblich voneinander sich unterscheiden können (Fig. 6, Taf. XXII).

An der Innenseite münden die Trabekelgefässe in Transversalgefässe der Kieme, indem sie sich gleichzeitig in eine grosse Anzahl feinster capillarer Zweige zertheilen. Noch viel ausgeprägter ist dieses terminale Capillarnetz an den äusseren, in die Leibeswand mündenden Enden der Trabekelgefässe, denn hier lösen sich die stärkeren Stämme in ein engmaschiges Netzwerk auf, das allmählich in die grösseren, zumeist längsverlaufenden Gefässe der Leibeswandung übergeht (Fig. 9, Taf. XXIV).

Die Trabekelgefässe verbinden übrigens nicht immer nur Gefässe der Leibeswand mit der Kieme, sondern häufig — wie soeben für *Ascidia* beschrieben wurde — treten auch die aus dem Sinussystem der Eingeweide kommenden grösseren Blutgefässe in die Trabekel ein, um in

diesen zu den Quergefässen der Kieme zu gelangen. Bei *Ascidia mentula* (Textfig. 127) erscheinen zwei Branchiointestinalgefässe und das Branchiogenitalgefäss wie Trabekelgefässe.

6. **Die Gefässe der Leibeswand** (veines palléales Lacaze-Duthiers', lacunes dermales Roule's). Das Bindegewebe und die Muskulatur der Leibeswand, die auswärts vom ektodermalen Hautepithel und an der inneren Seite von dem äusseren Peribranchial- resp. Cloakenepithel begrenzt werden, sind von ausserordentlich zahlreichen grösseren und kleineren Blutbahnen dicht erfüllt, so dicht, dass bei sehr starken Injectionen des Gefässsystems die einzelnen Gefässe als isolirte Bahnen grösstentheils verschwinden und so innig ineinander fliessen, dass die Leibeswand über grössere Strecken hin fast gleichmässig durch die Injectionsmasse gefärbt erscheint (Roule). Bedingt wird das allerdings in erster Linie durch den grossen Gefässreichthum dieser Körperschicht. Dazu kommt aber noch der Umstand, dass die meisten Dermalgefässe eigener Wandungen durchaus entbehren und lediglich vom Bindegewebe, stellenweise nur von dessen Zwischensubstanz begrenzt werden. Da diese immer sehr weich, oft nur zähflüssig ist, dringt die Injectionsmasse bei genügendem Druck auch in sie ein oder bewirkt wenigstens, dass sie sich theilweise färbt.

Bei den Molguliden verläuft weitaus der grösste Theil der Dermalgefässe in der Längsrichtung der Thiere, und die schräg und transversal gerichteten Verbindungsstämme treten diesen gegenüber sehr zurück. Die meisten Längsgefässe ziehen hier ziemlich genau parallel zu einander hin, so dass sie Lacaze-Duthiers vaisseaux parallèles bezeichnen konnte, im Gegensatz zu den mehr an der Innenseite sich ausbreitenden capillaren Gefässnetzen, die durch Auflösung der Trabekelgefässe entstanden sind (vgl. Fig. 9, Taf. XXIV). Wenn auch nicht in so hervorragendem Masse wie bei *Molgula*, so überwiegen doch auch bei vielen anderen Formen die Längsstämme in der Leibeswand. Es hat dies besonders darin seinen Grund, dass die Blutbahnen den Muskelsträngen folgen und theilweise selbst von diesen begrenzt werden; und Längsmuskelzüge fehlen keiner Ascidie, während transversal und ringförmig verlaufende Fasern oft nur sehr spärlich entwickelt sind. Wo die Leibesmuskulatur eine besonders regelmässige Anordnung zeigt und Längs- und Querstämme an ganz bestimmten Stellen sich kreuzen, wird daher auch das Gefässsystem in seinen Hauptbahnen einen ähnlichen Verlauf zeigen müssen.

Bei dem grossen Gefässreichthum der Leibeswandungen ist das Gesammtvolumen aller Hautlacunen ein sehr bedeutendes. Daher strömt in ihnen das Blut im Allgemeinen etwas langsamer als in den Hauptgefässen, besonders als in den grossen, direct vom Herzen ausgehenden Stämmen. Stellenweise bemerkt man, allerdings nur vorübergehend, ein vollständiges Stillstehen des Blutes, obwohl die Herzthätigkeit keine Unterbrechung erfahren hat (Roule).

Da, wo Parietalbläschen an der Innenseite der Leibeswand sich entwickeln, werden diese von den Dermalgefässen aus mit Blut versehen.

Die Sinus der Leibeswandungen beziehen das Blut auf verschiedenen Wegen. Von Wichtigkeit sind zunächst die beiden grossen, vom Herzen vorn und hinten entspringenden Gefässe. Das Hypobranchialgefäss giebt eine Anzahl meist kleinerer Zweige ab, die in die Ventralregion der Leibeswand übertreten, und ein Theil der terminalen Enden des Visceralgefässes breitet sich, wie oben schon bemerkt wurde, ebenfalls u. z. dorsal im Bindegewebe aus. Ebenso sendet das Dorsalgefäss gewöhnlich mehrere Aeste aus, die vornehmlich auf der Dorsalseite unter dem ektodermalen Hautepithel im Bindegewebe sich vertheilen; und kleinere Blutbahnen verbinden seitlich die Flimmerbogengefässe mit den mehr auswärts liegenden Sinus der Haut. Die grösste Bedeutung für die Blutversorgung der Leibeswandungen haben aber in den meisten Fällen, wenigstens bei den grossen Monascidien, die Trabekelgefässe. Wo diese in grösserer Anzahl vorkommen, führen sie an den verschiedensten Stellen im ganzen Umkreise der Kiemen direct die Blutflüssigkeit zwischen der Leibeswand und dem Respirationsorgan hin und her (vgl. Fig. 5, Taf. XXIV).

Diese vielfachen Verbindungen der verschiedenen Hauptgefässstämme mit dem Sinussystem der Leibeswandungen bedingen es, dass in diesem jederzeit, sowohl bei ab- als auch bei advisceralen Pulsationen, venöses und arterielles Blut nebeneinander vorkommen und sich hier vermischen. Bei advisceralen Contractionen des Herzens wird besonders die hintere dorsale Region der Leibeswand, in der Endigungen des Visceralgefässes sich finden, durch arterielles Blut gespeist werden müssen (Fig. 5, Tafel XXIV), während bei abvisceralen Schlägen hauptsächlich die Trabekelgefässe und zum Theil die vom Dorsalsinus ausgehenden Aeste arterielles Blut der Haut zuführen.

7. **Die Mantelgefässe** (vaisseaux de la tunique Lacaze-Duthiers', vessels in the test Herdman's, Gefässe des Cellulosemantels Heller's). Wie schon die älteren Beobachtungen von Hancock und O. Hertwig ergeben hatten, sind die Mantelgefässe Fortsätze der primären Leibeshöhle enthaltende Ausstülpungen des ektodermalen Hautepithels in die Cellulosehülle hinein. Als solche sind sie daher schon in einem besonderen Abschnitt des den Cellulosemantel behandelnden Kapitels besprochen worden (p. 242 fg.), und ich habe hier nur noch einiges über den Ursprung und Verlauf der vom Ektoderm umgrenzten Blutbahnen selbst hinzuzufügen.

In den meisten Fällen erhebt sich nur eine röhrenförmige Ausstülpung des Ektoderms an der Ventralseite des Thieres, die weiterhin unter dendritischen Verzweigungen das gesammte Gefässsystem des Mantels hervorgehen lässt. Doch scheint in Bezug auf die Zahl der Ausstülpungen mitunter selbst bei verschiedenen Individuen einer Species Verschiedenheit zu herrschen, denn während ich bei den Arten der Gattungen *Botryllus* und *Botrylloides* häufig nur eine Mantelgefässausstülpung beobachtete

(Fig. 1, Tafel XI), haben andere Autoren zwei und mehr, später in wechselnder Weise miteinander in Verbindung tretende festgestellt, und Pizon (1892) unterscheidet stets bei jedem Individuum einer *Botryllus*-Colonie zwei besondere ventral gelegene Mantelgefässstämme, die er als tube vasculaire sous-endostylaire und tube vasculaire sous-intestinal bezeichnet.

Da, wo die Mantelgefässe Doppelgefässe (s. oben p. 244) sind, entspringen diese stets mit zwei getrennten Wurzeln aus den Blutbahnen des Thieres. Gewöhnlich tritt nur ein Doppelgefäss in den Cellulosemantel ein, um oft mit seinen überaus zahlreichen Ramificationen die ganze Cellulosemasse gleichmässig zu durchsetzen (vgl. Textfigur 47, p. 249). Bei den Molguliden fand Lacaze-Duthiers auf jeder Seite einen sich verzweigenden Doppelgefässstamm. Der hintere rechte ist viel stärker entwickelt, zeigt viel reichere Verästelungen und lässt sich auch leichter injiciren als der vordere linke. Die nähere Vergleichung ergiebt, dass der linke Stamm eine nur den Molguliden (?) eigenthümliche Bildung darstellt, während der hintere rechte dem ventralen Mantelgefäss der Ascidiiden durchaus homolog ist, da in diesen beide Gefässwurzeln des Doppelstammes in ganz übereinstimmender Weise entspringen: nämlich die eine Wurzel aus dem Hypobranchialgefäss, die andere aus dem Visceralgefäss.

Der aus dem Visceralgefäss stammende Ast entspringt bei *Molgula* ziemlich nahe dem Herzen, wo das Gefäss noch ungetheilt ist und einen starken Stamm darstellt (Fig 5 u. 7, Taf. XXIV). Lacaze-Duthiers hat ihn artère gauche*) de la tunique genannt und darauf hingewiesen (s. oben p. 546), dass er sein Blut nicht ausschliesslich in den Cellulosemantel führt, sondern einige kleine Seitenzweige in das rechtsseitige Geschlechtsorgan entsendet. Bei *Ascidia mentula* entspringt dagegen der Visceralast des Mantelgefässes in beträchtlicher Entfernung vom Herzen aus dem rechten Ast des Visceral- oder Darmgefässes (Textfigur 127). Bei *Ciona* beziehen ebenfalls die Mantelgefässe durch einen Ast (Sinus stomaco-tunical Roule's), der dem hier beschriebenen durchaus gleichwerthig ist, ihr Blut aus dem grossen Visceralgefäss (Fig. 1 u. 6, Taf. XXIV).

Der Hypobranchialast des Mantelgefässes (veine gauche de la tunique Lacaze-Duthiers') mündet in das Hypobranchialgefäss in verschiedener Weise ein. Bei *Molgula* (Fig. 7, Taf. XXIV) vereinigen sich beide Stämme in der nächsten Nähe des Herzens, und nicht viel anders ist es bei *Ciona* (Fig. 1, Taf. XXIV), bei der Roule diese Wurzel des Mantelgefässes sinus tunico-cardiaque genannt

*) Hier ist darauf zu achten, dass Lacaze-Duthiers' Bezeichnungen „gauche" und „droite" sich nicht mit „links" und „rechts" bei der jetzt allgemein üblichen Orientirung des Ascidienkörpers decken, sondern dass „gauche" im Sinne Lacaze's die in Wirklichkeit rechte Körperseite bedeutet (vgl. oben p. 169).

hat. Bei *Ascidia*, bei der vorn zwei Hypobranchialgefässe vorkommen, wurzelt der betreffende Ast des Mantelgefässes, nach Heller's Zeichnungen zu urtheilen, im rechten Ventralstamm.

Dieser verschiedene Ursprung der beiden Aeste des Doppelgefässes des Cellulosemantels erklärt ohne Weiteres die Erscheinung, dass in den beiden Theilen des Mantelgefässes das Blut stets in verschiedenen Richtungen strömt. Bei advisceralen Pulsationen fliesst das Blut im Hypobranchialast des Mantelgefässes von aussen nach innen, dem grossen Ventralgefäss und dem Herzen zu; im Visceralast aber bewegt es sich nach aussen zu, in den Cellulosemantel hinein. Wäre im Hypobranchialast das aus dem Mantel kommende Blut rein venös, so würde das Herz selbst bei andauernd advisceralen Contractionen immer nur gemischtes Blut führen können (vgl. das Schema in Fig. 5, Taf. XXIV). Haben aber die feinen Gefässendigungen an der Oberfläche des Mantels in der That respiratorische Bedeutung (s. oben p. 250), so führt auch der Hypobranchialast dem Herzen arterielles Blut zu. Für die wenigen kleinen aus der Leibeswand kommenden Dermalstämme, die vom Hypobranchialgefäss aufgenommen werden, gilt das freilich nicht, und diese setzen daher den Sauerstoffgehalt des Blutes im Ventralgefäss etwas herab.

Das vordere linke Mantelgefäss der Molguliden hat ebenfalls zwei Gefässwurzeln, doch entspringen diese in anderer Weise aus dem inneren Gefässsystem des Thieres, obwohl auch in ihnen das Blut stets in entgegengesetzten Richtungen sich bewegt. Die eine Wurzel, der Dermalstamm des linken Mantelgefässes (artère droite de la tunique Lacaze-Duthiers') geht von dem Sinussystem der Leibeswand aus und schafft, bei advisceralen Herzcontractionen, das venöse Blut in den Cellulosemantel. Die zweite Wurzel, der Branchialast des linken Mantelgefässes (veine droite de la tunique Lacaze's) führt bei gleichgerichteten Pulsationen das aus der linken Mantelregion nach innen zu strömende Blut in ein grösseres Transversalgefäss der Kieme.

Wir sahen oben, dass auch bei *Ciona intestinalis* ein verzweigtes Mantelgefäss vorkommt, das in der gleichen Weise, wie bei Molguliden und *Ascidia*, aus zwei weit voneinander entfernten Wurzeln entspringt: mit dem Visceralast aus einem Zweige des Visceralgefässes, mit dem Hypobranchialast aus dem Ventralsinus (Fig. 1 u. 6, Taf. XXIV). Beide vereinigen sich am hinteren ventralen Körperende und treten hier innerhalb der vom Ektoderm gebildeten Ausstülpung in den Cellulosemantel ein. In diesem verzweigt sich das zwei nebeneinander laufende Blutbahnen führende Gefäss in ähnlicher Weise, nur weniger zahlreich, wie die anderen Manteldoppelgefässe, und tritt mit je einem Doppelgefässast in jeden Mantelfortsatz, die sog. Villositäten oder Haftzotten, ein. Diese haben sich an der Festheftungsstelle in grösserer Zahl entwickelt und ermöglichen eine besonders innige Verbindung des Thieres mit der Unterlage.

Die morphologische Uebereinstimmung der Mantelgefässe der Monascidien mit den Stolonen der Synascidien wurde bereits mehrfach, im Besonderen von O. Hertwig (1872), behauptet, und schon der erste Anblick der in beiden Organen in gleicher Weise nach zwei entgegengesetzten Richtungen fliessenden Blutströme legt eine Vergleichung nahe, zumal über die morphologische Gleichwerthigkeit der Aussenwand der Mantelgefässe mit dem Ektodermepithel der Stolonen ein Zweifel kaum bestehen kann. Indessen bestehen doch gewisse Gegensätze, und zwar sowohl zwischen den verschiedenen Mantelgefässen, als auch zwischen den verschiedenen Stolonen, so dass eine ganz allgemeine Vergleichung aller dieser Gebilde nicht möglich erscheint.

Ueber die Stolonen wird im XV. Kapitel Näheres mitgetheilt werden; hier nur das Eine, dass überall da, wo aus und an den Stolonen Knospen sich bilden können, die beiden nebeneinander verlaufenden Blutbahnen durch eine entodermale Scheidewand getrennt werden, die bei *Clavelina* auf einen Fortsatz entweder des Epicards oder des Pericards*) zurückzuführen ist. Mit diesen Stolonen werden nur solche Mantelgefässe verglichen werden dürfen, die ebenfalls eine Entodermlamelle führen. Ich will im Voraus zugeben, dass die bisherigen Untersuchungen vielleicht noch nicht genügend eingehend auf diesen Punct hin gerichtet waren, indessen scheint es mir aber doch nicht sehr wahrscheinlich zu sein, dass in allen Mantelgefässen der verschiedenen Ascidien ein entodermaler Antheil sich wird nachweisen lassen. Ich habe (p. 243 fg.) verschiedene Arten von Mantelgefässen angeführt, denen eine entodermale Scheidewand nicht zukommt, und die Doppelgefässe, in denen, so wie in den Stolonen, das Blut auf den beiden Seiten immer in entgegengesetzten Richtungen strömt, bildeten sich in einer ganz eigenartigen Weise aus. Anders ist es freilich bei den eben erwähnten Mantelgefässen der *Ciona*; denn hier werden die ektodermalen, in den Cellulosemantel sich einsenkenden Gefässausstülpungen in der That durch eine Entodermlamelle in zwei nebeneinander verlaufende Blutbahnen geschieden. Diese Entodermlamelle entspringt, wie weiter unten näher beschrieben ist, aus der Wand der linken Perivisceralhöhle, und es ist daher ganz gerechtfertigt, wenn die von den Gefässen durchsetzten Haftzotten der *Ciona* mit den Stolonen der socialen Ascidien homologisirt werden (Roule, Herdman, Damas).

3. Das Blut.

Das Blut der Ascidien unterscheidet sich dadurch in auffallender Weise von dem der Appendicularien, dass es stets Blutzellen führt.

*) Nach Van Beneden und Julin (1886) sollen sich bei *Clavelina* die Stolonen der aus den befruchteten Eiern entstandenen Individuen und der durch Knospung gebildeten verschieden verhalten, indem nur in den ersteren die Scheidewand als lame épicardique vom Epicard entspringt. Doch kann ich meinen Zweifel an der Richtigkeit dieser Angabe hier nicht unterdrücken.

Bei den Copelaten finden sich gelegentlich zwar auch fest geformte, in der Blutflüssigkeit suspendirte Körper, allein diese sind entweder parasitäre Organismen, oder reife Geschlechtszellen (s. oben p. 134), während es sich bei Ascidien um Gewebzellen handelt, die einen ständigen und nothwendigen Bestandtheil des Blutes bilden.

a. Die Blutzellen.

I. Die Blutzellen der Ascidien sind Mesenchymzellen, die sich nicht zur Bildung einer festen Gewebsform fixirt haben, sondern frei in der Flüssigkeit der primären Leibeshöhle flottirend geblieben sind und amöboide Bewegungsfähigkeit bewahrt haben. Ein principieller, durchgreifender Gegensatz zwischen beiden Mesenchymzellarten besteht nicht, denn freie Blutzellen können einmal an verschiedenen Stellen der Lacunenwandungen sich festsetzen und eine Endothelbildung herbeiführen und zweitens aus den Gefässen austreten, das Ektodermepithel durchwandern und im Cellulosemantel, nachdem sie eine Zeit lang amöboide Bewegungen ausgeführt haben, zu fixirten Mantelzellen werden. Zuweilen bemerkt man auch nur eine vorübergehende Festsetzung von Blutzellen an der Wand des Gefässes unter gleichzeitigen Formveränderungen des Plasmakörpers. Während des unbeweglichen Zustandes lässt es sich nicht entscheiden, ob die betreffenden Elemente sich bereits dauernd fixirt haben und in Umbildung zu endothelialen Wandzellen begriffen sind, oder ob sie, wie es sich zur Ueberraschung des Beobachters manchmal zeigt, noch einmal zu flottiren beginnen werden. Die Blutzellen der Ascidien zeigen also, worauf schon frühere Autoren mehrfach hingewiesen haben, eine viel grössere Aehnlichkeit mit den weissen Lymphzellen der Vertebraten, als mit den rothen Blutkörperchen.

Die Gestalt der mit dem Flüssigkeitsstrom schwimmenden Blutzellen ist vorwiegend eine kugelähnliche oder ellipsoide, zuweilen scheibenförmige (*Ascidia fumigata*). Jedoch bemerkt man mitunter auch solche Zellen in passiver Bewegung, die mehr oder minder scharfkantig erscheinen und selbst mit längeren Fortsätzen versehen sind. Innerhalb weniger Secunden können diese Zellen ganz erhebliche amöboide Formveränderungen erfahren. In der Regel aber finden sich unregelmässige amöboide Formen nur bei den Blutzellen, die sich an den Gefässwandungen oder anderen Blutzellen befestigt haben oder dies zu thun im Begriffe sind.

Die Grösse der Blutzellen ist oft selbst in einem Thier recht verschieden, zumeist aber finden sich zwischen den Extremen alle verbindenden Zwischengrössen. Doch fehlt es auch nicht an Beispielen dafür, dass in einem Individuum mehrere durch die Grössenunterschiede scharf voneinander verschiedene Arten von Blutzellen vorhanden sind; zumeist kommen dann aber noch andere Verschiedenheiten hinzu, durch welche die Gegensätze noch mehr hervortreten (*Molgula appendiculata*).

Die wahren Grössen der Blutzellen verschiedener Ascidienformen sind namentlich aus den bei stärkeren Vergrösserungen gezeichneten Abbildungen auf vielen Tafeln zu entnehmen, wenn man die Bildgrössen durch die Vergrösserungszahl, die angewendet wurde, dividirt.

Nicht selten bemerkt man neben vereinzelten Blutzellen grössere, fest miteinander verklebte Gruppen flottiren, die aus einer sehr wechselnden Zahl von Einzelzellen sich zusammensetzen. Hin und wieder mögen solche Gruppen in der Weise entstanden sein, dass die durch Theilung hervorgegangenen Tochterzellen sich nicht von einander trennten, sondern miteinander verbunden blieben. Zumeist aber handelt es sich um eine nachträgliche Vereinigung ursprünglich getrennter Blutzellen, die aneinander geriethen und verbunden blieben, sei es in Folge ihrer eigenen klebrigen Oberfläche oder einer Zwischensubstanz, die sie zusammenhält, sei es, dass feine Zellfortsätze die Verbindung herstellen. Grössere Zellflocken können sich bald wieder in kleinere und auch in die einzelnen Zellen auflösen, während an anderen Stellen neue Gruppen sich bilden.

Ueber die Zahl und Vertheilung der Blutzellen in der Flüssigkeit sind mir keine genaueren Angaben bekannt. Jedenfalls erhält man häufig den Eindruck, als ob die Zahl der Blutzellen bei den verschiedenen Individuen einer Art ganz erheblichen Schwankungen unterliegen könnte. Davon, dass die Vertheilung der Zellen nicht im ganzen Gefässapparat gleichmässig erfolgt, kann man sich in den meisten Fällen leicht überzeugen. Besonders in den terminalen Endigungen der Mantelgefässe findet man oft dichte Ansammlungen von Blutzellen, und in manchen Fällen erscheinen gewisse Gefässtheile buchstäblich vollgepfropft von Zellen (*Polycarpa pedata*, *Ascidia cylindracea* nach Herdman). Zuweilen beobachtet man solche Zellansammlungen in den Gefässen seitlich vom Endostyl (*Fungulus cinereus*) oder auch an der Flimmergrube (*Colella pedunculata*). Es dürfte sich in allen diesen Beispielen nur um mehr zufällige Anhäufungen von Blutzellen handeln, denen eine besondere Bedeutung nicht zukommt. Auszunehmen wären vielleicht nur die äussersten Mantelgefässenden, wenn hier wirklich eine Aufnahme von Sauerstoff durch die Blutzellen erfolgen sollte.

Der feinere Bau der Blutzellen zeigt ebensolche Verschiedenheiten, wie die Gestalt und Grösse. Die ruhenden Kerne sind gewöhnlich verhältnissmässig sehr gross und bläschenförmig. Häufig beobachtet man Kerntheilungen*), und dann erscheinen die Zellkörper fast immer allseitig ganz abgerundet. Das Zellplasma ist entweder homogen, gleichartig granulirt, oder es erscheint vacuolisirt und auch mit gröberen Einschlüssen aller Art erfüllt. Roule betrachtet alle diese letzteren Zellen als in Degeneration begriffen; das scheint mir zweifellos zu weit gegangen, wenngleich es sicher ist, dass die Blutzellen mit der Zeit verbraucht werden, sich zersetzen und der Auflösung verfallen. Bei aufmerksamer Betrach-

*) Es ist daher offenbar übertrieben, wenn Cuénot (1897) behauptet: „On ne sait rien de certain sur la filation des globules, non plus que sur leur reproduction.“

tung des Blutes mit starken Vergrösserungen findet man stets grössere und kleinere Bruchstücke von Zellen und degenerirte Elemente mit unregelmässigen Kernfragmenten in der Flüssigkeit schwebend. Es ist aber sehr schwer, mit Sicherheit die ersten Stadien der beginnenden Degeneration zu erkennen. Dass nicht jede Zelle, die eine Vacuole oder gröbere Einlagerungen enthält, bereits in die Rückbildung eingetreten ist, möchte wohl daraus zu entnehmen sein, dass solche Elemente noch sehr wohl im Stande sind, in den Cellulosemantel überzutreten und zu Mantelzellen zu werden. Es ist bereits oben (p. 221 fg.) bemerkt worden, dass die Mantelzellen ganz ähnliche Verschiedenheiten aufweisen, wie die Blutzellen, wenngleich diese letzteren gewisse Differenzirungen, die nur einem festen Bindegewebe eigenthümlich sind, nicht eingehen können.

Wenn es allgemein für die Ascidien zutrifft, was Krukenberg (1882) im Besonderen für *Phallusia mammillata*, *Ascidia mentula* und *Ciona intestinalis* behauptete, dass das organische Nährmaterial im Blut fast ausschliesslich an die Blutzellen gebunden ist und von diesen an die anderen Gewebszellen direct wieder abgegeben wird, so wird man erwarten dürfen, dieses von Zelle zu Zelle transportirte Nährmaterial gelegentlich auch thatsächlich nachweisen zu können, und es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass die an Dotterkörper erinnernden Einschlüsse der Blutzellen zum Theil als solche zu deuten sind. So wie bei den Zellen im Mantel beobachtet man auch bei denen im Blut Phagocytose. Die amöboiden Blutzellen nehmen nicht nur fremde Organismen, die in die Gefässe eingedrungen sind, wie z. B. Bacterien und Algen auf, sondern beladen sich auch mit den in Rückbildung begriffenen Blutzellen, und so, wie sie diese selbstständig zu verarbeiten befähigt sind, geschieht dies auch mit den anderen festen Nährkörperchen, die sie aufgenommen haben. Man findet daher alle Uebergänge von solchen Blutzellen, deren Plasma gleichartig fein granulirt erscheint, zu anderen, die entweder zahlreiche grobkörnige Einschlüsse albuminoider Natur besitzen, oder Nähr- und Reservestoffe in Form von Fetttropfen und dergleichen Gebilden enthalten.

Die Pigmentzellen des Blutes gleichen, wie schon oben (p. 225) erwähnt wurde, fast immer genau denen im Mantel und erhalten, so wie diese, ihren Farbenton durch ins Zellplasma eingelagerte gefärbte Körner; nur ganz ausnahmsweise scheint der ganze Zellkörper homogenfarben, ohne, selbst bei starken Vergrösserungen, nachweisbare Pigmentkörner zu zeigen (vgl. oben p. 201).

Die Pigmentzellen unterscheiden sich häufig nicht nur durch die Anwesenheit der gefärbten Körner, sondern auch durch andere Besonderheiten so scharf und durchgreifend von den anderen Blutzellen, dass es — zumal wenn Uebergangsformen fehlen — in der That fast scheinen möchte, es könnte die eine Zellart nicht in die andere übergehen, und es müssten beide von Anfang an nebeneinander bestehen als verschiedene Differenzirungen anfänglich noch embryonaler Elemente. So betont

Heller (1875), dass bei *Ascidia fumigata* zwei Arten Blutzellen vorkommen: grosse runde, grünliche, scheibenartige Körper, die die Hauptmasse bilden und die charakteristische Färbung des Blutes bedingen, und zweitens, in geringerer Zahl, kleine, blasse Zellen mit deutlich amöboiden Bewegungen. Ein Aehnliches erwähnt er (1877) für *Molgula appendiculata*, bei der in grösserer Zahl kleine, blasse Blutzellen vorkommen und, in spärlicherer Vertheilung, grössere dunkle, die meist den Gefässwandungen angelagert sind und das dunkle, fleckige Aussehen des ganzen Innenkörpers bedingen.

Die Pigmente in den Blutzellen weisen die gleichen Farbenverschiedenheiten auf, wie die Mantelzellen, so dass die früheren Bemerkungen auf p. 200 u. 225 zum Theil auch hierher gehören. Sehr häufig sind gelblichrothe Blutzellen bei den Cynthien, zuweilen zeigen auch die Pigmente ein intensiveres Scharlach- oder Blutroth (*Colella pulchra*, *Goodsiria coccinea*, *Leptoclinum coccineum*); doch sind die farbigen Zellen in der Regel nicht zahlreich genug vorhanden, um die ausströmende Blutflüssigkeit im Ganzen intensiver roth erscheinen zu lassen. „Rothes Blut" hat zuerst Milne-Edwards (1844) bei sicilianischen Ascidien beschrieben. Diese rothen Blutpigmente scheinen durchweg, so wie die im Mantel, sehr wenig resistent zu sein und sich nur unter besonders günstigen Lebensbedingungen zu bilden und zu erneuern. So, wie bereits Drasche für *Leptoclinum coccineum* (vgl. oben p. 204) zutreffend bemerkte, kann man es auch für *Styelopsis grossularia* feststellen, dass nur die frisch eingefangenen, lebenskräftigen Thiere die dunklere rothe Farbe zeigen, die sehr bald ganz erheblich verblasst, wenn die Thiere in den Aquarien gehalten werden. Es mag vielleicht sein, dass auf einen ähnlichen Farbenwechsel manche Angaben über individuelle Farbenunterschiede des Ascidienblutes zurückzuführen sein dürften. Wenn aber Van Beneden (1846) bei *Molgula ampulloides* das Blut zumeist ganz wasserhell, zuweilen, bei manchen Thieren, gelblich gefärbt fand, so mochte das letztere wahrscheinlich auf besonders zahlreich aufgetretenen symbiotischen Algenzellen beruhen. Indessen kommen auch wahre gelbliche Blutzellen vor. Bei *Ascidia fumigata* nennt zwar Heller die scheibenförmigen Blutkörperchen grünlich, allein Krukenberg und Giard betonen ausdrücklich, dass die Farbe ein reines Gelb sei. Indigoblau sind die Blutzellen bei *Ascidia nigra* (Herdman), und auch deutlich grün gefärbte Zellen fehlen nicht gänzlich im Blut der Ascidien (*Polycarpa viridis*).

Es ist bereits an einer anderen Stelle (oben p. 226) darauf hingewiesen worden, dass manche Forscher dazu neigen, alle gelben Farbstoffe der Ascidien auf parasitäre Algen zurückzuführen, dass dies aber unter anderen z. B. für *Ascidia fumigata* nicht zutreffend sein könne. Neuerdings ist man noch weiter gegangen und hat nicht nur die gelblichen, sondern alle Pigmentkörner von verschieden gefärbten, parasitischen Algen abgeleitet. Brandes (1898) ist zwar nicht der Ansicht, dass in

allen Fällen eine Algeninvasion während der Ontogenese stattfinde, glaubt aber, „dass sich durch geeignete Untersuchungen wahrscheinlich machen lassen wird, dass die Körper (Pigmentkörper), die jetzt vielleicht integrirende Bestandtheile der betreffenden Thierzellen geworden sind, stammesgeschichtlich auf einzellige Algen zurückgeführt werden können". Die Erfahrungen, die man an so vielen gelben und namentlich grünen, angeblich thierischen Pigmenten gemacht hatte, schienen in der That eine derartige Auffassung nahe zu legen. Indessen beweisen die zahlreichen, zum Theil grasgrünen Crinoiden der Tiefsee (*Pentacrinus*, *Bathycrinus*), das nicht alle grünen Pigmente der wirbellosen Thiere auf symbiotische, chlorophyllhaltige, pflanzliche Zellen zu schliessen gestatten. Denn in den abyssischen, bis zu 4500 Meter Tiefe reichenden Wohnstätten jener Formen können assimilirende Pflanzen nicht mehr vorkommen, und die Pigmentkörner müssen Bildungen der thierischen Gewebszellen sein.

Der Ursprung und die Bildung der Pigmentstoffe im Ascidienkörper sind neuerdings besonders von Pizon (1899, 1901) eingehend untersucht worden, und das wichtigste Ergebniss scheint mir das zu sein, dass die kleinen, etwa 1—2 μ grossen, in lebhaften, rotirenden Bewegungen befinlichen Pigmentkörner bestimmte selbstständige Lebensäusserungen zeigen, die bis zu einem gewissen Grade auf eine selbstständige Individualität zu schliessen erlauben. Das gilt im Besonderen von der Theilungsfähigkeit der Körner, und diese Vermehrung vollzieht sich auch dann, wenn die Pigmente auf Gelatine gezüchtet werden. Diese Theilungsfähigkeit erlischt in den gebräuchlichen Conservirungsflüssigkeiten wie Sublimat und Formol und bei höheren Temperaturen von 140°; auffallend erscheint es aber allerdings, dass in diesen Flüssigkeiten und bei einer Temperatur von selbst 170° die Bewegung der Pigmentkörner nicht ganz zum Stillstand gelangen soll. Jedes Pigmentkörperchen besteht aus einer farblosen organischen Grundsubstanz, die in Essigsäure, Alkohol etc. unlöslich ist, und aus einer diese umgebenden Farbstoffmasse, die in den künstlichen Culturen von Generation zu Generation abnimmt.

Darnach erscheinen die Pigmentkörner gewissermassen als selbstständige Zellorgane, ähnlich vielleicht wie die Kerne und Centrosomen. Pizon vergleicht sie mit den Bioblasten Altmann's, den morphologischen Einheiten aller lebenden organisirten Materie. Sie bilden sich nach Pizon in und aus solchen Geweben, die während der Embryonalentwickelung rückgebildet werden, oder die, wie es das ganze aus dem Ei entstandene Thier oft thut, zu schwinden beginnen, wenn die Knospenvermehrung auftritt. Bei der Pigmentkornbildung spielen die Zellkerne der in die Histolyse eingetretenen Elemente eine hervorragende Rolle. Das neu entstandene Korn kann ganz frei in der Blutflüssigkeit liegen, bis es in eine Blutzelle eindringt, in der es sich selbstständig theilt.

Der Chemismus der Blutzellen, im Besonderen der Pigmentzellen, ist bisher nur sehr wenig erforscht. Fettstoffe sind mehrfach in den Zellen beobachtet worden (Cuénot) und lassen sich auch verhältnissmässig am leichtesten erkennen. Nur gelegentlich sollen sich Hämatien finden (Cuénot), doch konnte sie Knoll bei einer Anzahl im Mittelmeer am häufigsten vorkommender Monascidien nicht nachweisen. Griffiths erhielt aus dem Blute von *Molgula*-, *Ascidia*- und *Cynthia*-formen ein neues Globulin, das „γ-achroglobine", das die folgende chemische Zusammensetzung aufweisen soll: C_{721} H_{915} Az_{194} SO_{183}.

Bei der chemischen Untersuchung der Pigmente der Ascidien haben die Beobachter zumeist, besonders wenn es sich um kleinere Thiere handelte, nicht die verschiedenen Organe gesondert geprüft, sondern sofort die ganzen Individuen und Stöcke mit entsprechenden Agentien zusammengebracht. Die oben (p. 206 fg.) mitgetheilten Ergebnisse beziehen sich daher auch zum grossen Theil mit auf das Blut; es lässt sich aber aus ihnen nicht entnehmen, inwieweit und ob überhaupt gewisse chemische Besonderheiten den Pigmenten der Blutzellen zukommen. Nur für *Ascidia fumigata* ist des Gegensatzes zwischen den schwarzen Mantelpigmenten und den gelben Blutzellen bereits gedacht worden.

Im Jahre 1847 veröffentlichte Harless die ersten Mittheilungen über das chemische Verhalten des Blutes der *Ascidia mammillata*. Das abgezogene helle Blut wurde nach einigen Minuten an der Luft tiefblau. Wird aber Sauerstoff hindurch geleitet, so bleibt das Blut hell; wenige Blasen Kohlensäure genügen jedoch, um die dunkle Blaufärbung hervorzurufen. Wird in dieses blaue Blut Sauerstoff gebracht und die Mischung geschüttelt, so wird sie wieder farblos, wenn auch nicht so klar wie vorher. Alkohol und Aether erzeugen in diesem farblosen Blut wieder tiefes Blau.

Krukenberg (1880) bestätigte diese Angaben auch für *Ascidia mentula* und *Ascidia fumigata* (nach Giard [1896] soll das hellgelbe Blut dieser letzteren Form an der Luft dunkelgrün werden) und erweiterte sie durch neue Versuche; nur die Wiederweissfärbung des blauen Blutes durch Sauerstoff konnte er nicht erzielen. Kohlenoxydgas und Schwefelwasserstoffgas riefen im Blute keine Blaufärbung hervor. Wichtig war der Nachweis, dass das Chromogen, das sich durch Kohlensäure blau färbt, in den Blutzellen und nicht im Plasma sitzt, denn filtrirtes Blut bläut sich nicht, wohl aber der Niederschlag. Auffallend ist es, dass das Blut von *Ciona intestinalis* auch nach Kohlensäurezuleitung farblos bleibt; mit Schwefelwasserstoff gesättigt, wird es erst nach einiger Zeit etwas dunkler. Nach Säurezusatz sondert sich ein unbedeutendes Gerinnsel ab; wird Ammoniak in das frische Blut gebracht, so färbt es sich zeisiggrün, doch lässt sich diese Farbe durch Salzsäure wieder beseitigen. Auch das im Leben gelbe Blut von *Botryllus*, das nach Harless nach dem Tode blau werden soll, konnte Krukenberg nicht zur Blaufärbung bringen, selbst nicht durch Kohlensäurezusatz.

Später hat Krukenberg (1882) den Blutfarbstoff der *Ascidia fumigata* nochmals geprüft und einige weitere Einzelheiten seinen ersten Mittheilungen hinzugefügt. Der im Leben gelbe Farbstoff schwärzt sich bei Siedetemperatur augenblicklich, beim Absterben erst in einiger Zeit, ebenso erfolgt Schwärzung in Kali oder Ammoniak. Stärkerer Säurezusatz hebt die Schwärzung auf, und das saure Blut wird grüngelb. Der gelbe Farbstoff ist in Alkohol und Aether leicht löslich, schwerer in Wasser; die Lösungen fluoresciren nicht und lassen keine Absorptionsbänder im Spectrum erkennen. Darin besteht eine Aehnlichkeit mit „Aplysinofulvin", dem Farbstoff einer Spongie (*Aplysina aerophoba*), die häufig mit der *Ascidia fumigata* vergesellschaftet vorkommt, und Krukenberg glaubte daher zunächst, dass die Ascidie ihren Farbstoff von der ersteren beziehe. Doch überzeugte er sich, dass die beiden Farbstoffe nicht identisch sind. Zuweilen tritt Schwärzung des gelben Ascidienblutes auch nach Schütteln mit Sauerstoff ein. Beim Stehen des frischen gelben Blutes an der Luft beginnt die Melanose an der Oberfläche und schreitet nach dem Boden zu vor. Krukenberg glaubt daher, dass mit der Schwärzung des Ascidienblutes eine Sauerstoffaufnahme verbunden ist, und dass der schwärzende Einfluss der Kohlensäure nur auf einer zerstörenden Wirkung auf das Reductionsferment beruht. Das schwarze Oxydationsproduct des gelben Blutfarbstoffs der *Ascidia fumigata* ist schwarzbraun; alkoholische Lösung des Pigments in Ammoniakwasser getropft, giebt einen schmutzigbraunen Niederschlag. Beim Verdünnen mit reinem Wasser färbt sich die alkoholische Lösung grüngelb.

Dass das Blut mancher Ascidien im lebenden Thier stets hellfarben angetroffen wird, obwohl es sich nach dem Tode und auch nach Kohlensäurezusatz rasch bläut, führt Krukenberg darauf zurück, dass die Kohlensäure, so lange das Thier lebt und athmet, immer sofort wieder vom Blute abgegeben wird.

II. Ich habe bereits früher bemerkt, dass von den wahren Pigmentzellen des Blutes die Elemente scharf unterschieden werden müssten, deren Färbung auf eingewanderte pflanzliche Parasiten zurückzuführen ist, und in einem früheren Kapitel (p. 202) findet man bereits dafür einige Beispiele erwähnt. Die Zahl dieser liesse sich beliebig vermehren, denn ich glaube, dass es nicht viel Ascidien geben dürfte, die sich gegen symbiotische Algenzellen durchaus abwehrend verhalten möchten, auch dann, wenn sie an solchen Orten und unter solchen Bedingungen leben, die für die Entwickelung besonders zahlreicher Algen geeignet sind. Auf diese äusseren Lebensbedingungen an den Wohnstätten der Ascidien scheint es mir, wenn auch nicht ausschliesslich, so doch wesentlich anzukommen, ob und in welchem Masse in den Thieren symbiotische Algen sich finden. Zu übersehen ist dabei allerdings nicht, dass auch schon während der freischwimmenden Larvenperiode eine Invasion von Parasiten eintreten kann, ja dass vielleicht schon dem Ei, wie man

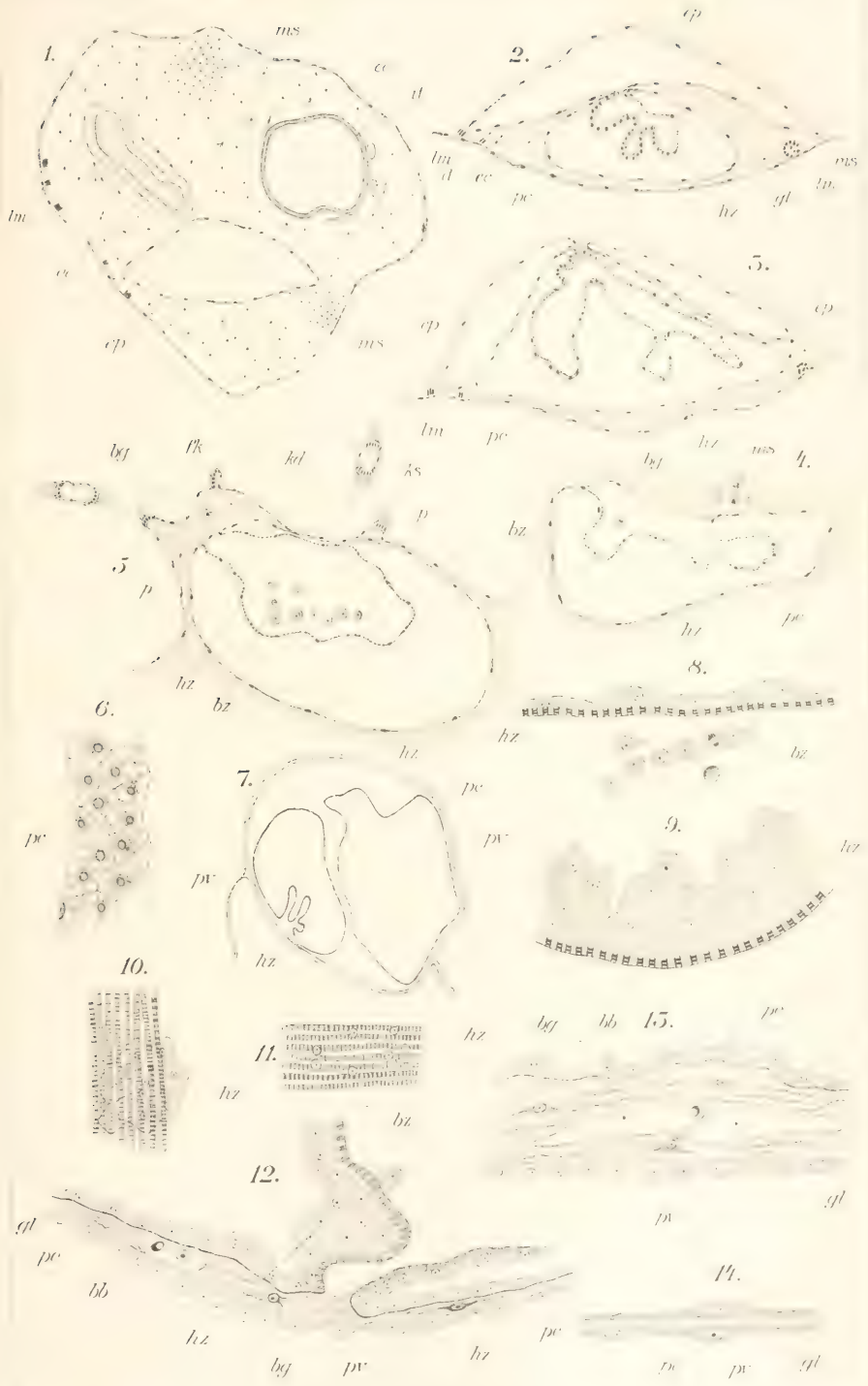
Erklärung von Tafel XXIII.

Ascidien.

Fig.

1. Querschnitt durch den Vorderabschnitt des Abdomens einer 4 mm langen, aus dem Ei gezüchteten *Clavelina lepadiformis*. $\frac{144}{1}$.
2. Aus derselben Serie, 20 Schnitte weiter nach hinten; nur die Region des Herzens ist gezeichnet. $\frac{144}{1}$.
3. Schnitt durch die Herzregion aus derselben Serie; 12 Schnitte weiter hinten als Fig. 2. $\frac{144}{1}$.
4. Querschnitt durch das Herz einer jüngeren festgesetzten *Clavelina*-Larve. $\frac{267}{1}$.
5. Aus einem frontalen Längsschnitt durch einen *Botryllus violaceus*, nur das hintere Kiemendarmende, Herz und Pericard sind gezeichnet worden. $\frac{267}{1}$.
6. Stück aus der Pericardialwand von *Ciona intestinalis*. $\frac{500}{1}$.
7. Querschnitt durch die Mitte der Herzschleife einer *Ciona intestinalis*. Das Pericard ist vom Perivisceralepithel umhüllt. $\frac{11}{1}$.
8. Schnitt durch die Herzwand einer *Ciona;* Herz im Stadium der Diastole. $\frac{550}{1}$.
9. Schnitt durch die contrahirte Herzwand desselben Thieres. $\frac{550}{1}$.
10. Flächenansicht der Herzwand von *Ciona*; nur ein Theil der die sarcoplasmatischen Zelltheile nach der Herzhöhle zu überdeckenden Fibrillen ist eingezeichnet worden. $\frac{500}{1}$.
11. Eine andere Stelle der Herzwand desselben Thieres, an der keine Zellgrenzen wahrnehmbar sind. $\frac{500}{1}$.
12. Querschnitt durch die Verbindungsstelle der Herz- und Pericardialwand einer *Ciona*. Herzwand auf der einen Seite contrahirt, auf der anderen gedehnt. $\frac{500}{1}$.
13. Schnitt durch die Pericardialwand einer *Ciona* mit der umgebenden Bindegewebshülle und dem Epithel der Perivisceralhöhle. $\frac{550}{1}$.
14. Schnitt durch dieselben Organe an einer anderen Stelle des Herzens derselben *Ciona*. Bindegewebsschicht nur zart und zellenleer. $\frac{550}{1}$.

In Fig. 7, 12, 13, 14 bedeutet: *pv* = Epithel der Perivisceralhöhle.


1.
ms
ec
it
lm
ec
cp
ms
2.
cp
lm
d
ec
pc
hz
gl
ms
lm
3.
cp
cp
lm
pc
hz
bg
ms
4.
bz
hz
pc
5
bg
fk
kd
ks
p
p
hz
bz
6.
pc
7.
hz
pc
pv
pv
hz
8.
hz
bz
9.
hz
10.
11.
hz
hz
bz
12.
gl
pc
bb
hz
bg
pv
hz
pc
13.
bg
bb
pc
pv
gl
14.
pc
pv
gl

Erklärung von Tafel XXIV.

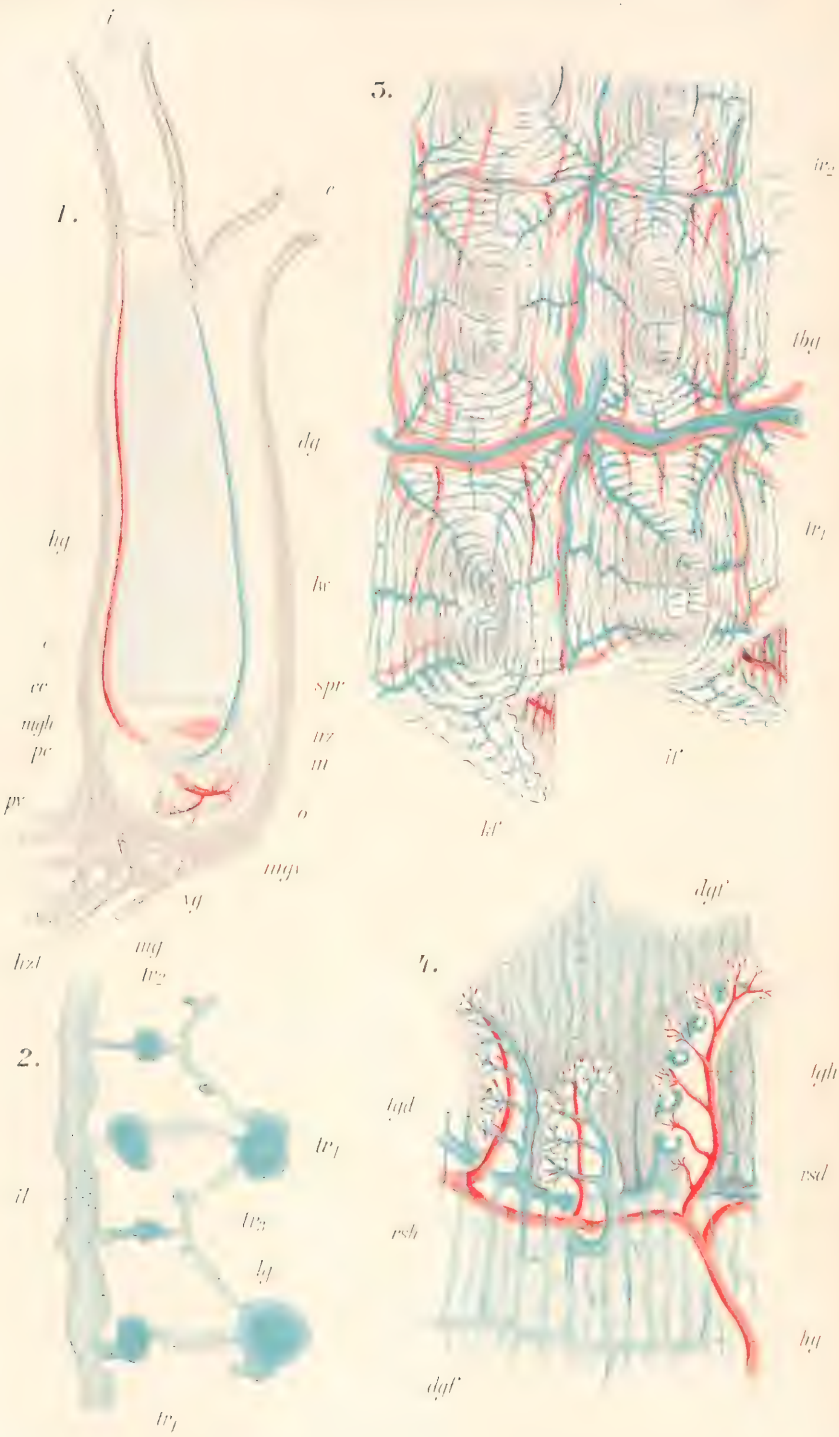
Ascidien.

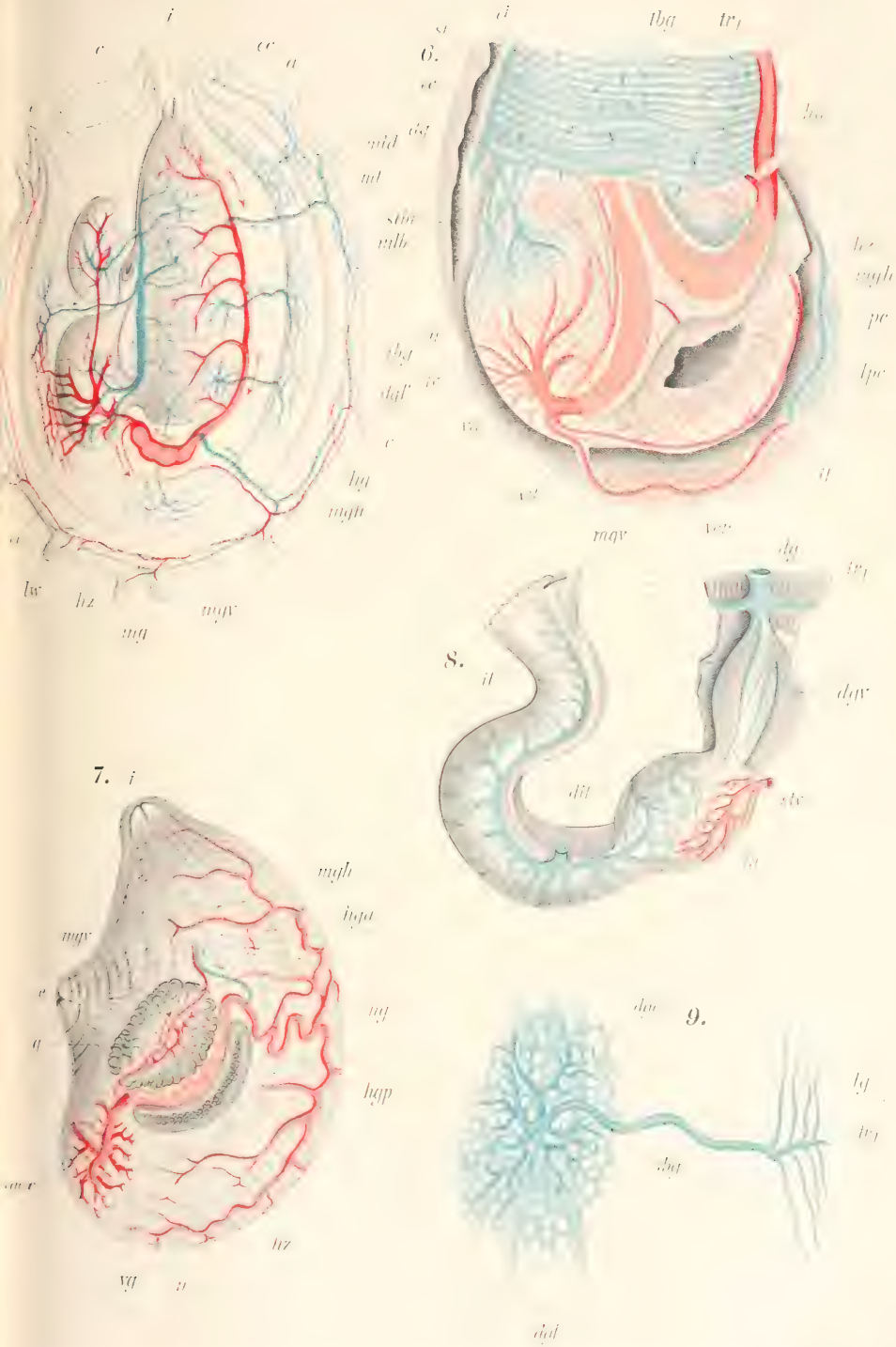
Fig.

1. Schematische Darstellung des Blutkreislaufs einer *Ciona intestinalis*. $\frac{1}{1}$. (Nach Roule.) Das Intestinum ist nicht eingezeichnet worden; das Herz und das Visceralgefäss liegen in Wirklichkeit rechts vom Magen, nicht, wie in der Abbildung, links.
2. Ein zwischen den Kiemenspalten geführter Längsschnitt durch den Kiemendarm von *Ciona*; ein inneres Längsgefäss ist der Länge nach durchschnitten. $\frac{5/6}{1}$ (Nach Roule.)
3. Stück aus der Kieme von *Molgula* (*Anurella*) *roscovita*, von aussen gesehen. (Nach Lacaze-Duthiers.)
4. Gefässsystem der Tentakelregion einer *Molgula roscovita*. (Nach Lacaze-Duthiers.)
5. Schematische Darstellung des Blutkreislaufs einer Molgulide. (Nach Lacaze-Duthiers, etwas verändert.)
6. Herz und Gefässe des hinteren Körperendes einer *Ciona*, von rechts gesehen. $\frac{2}{1}$. (Nach Roule.)
7. *Molgula roscovita* nach Entfernung des Cellulosemantels, von rechts gesehen. Das Herz und die grossen von ihm ausgehenden Gefässe sind roth injicirt, nur das rückführende Mantelgefäss ist blau. (Nach Lacaze-Duthiers).
8. Verdauungstractus und seine Blutgefässe von einer *Polycarpa varians*. $\frac{3}{2}$. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage.)
9. Halbschematische Darstellung des Verlaufs eines Trabekulargefässes (veine palléobranchiale) und seiner beiderseitigen capillaren Verzweigungen von einer *Molgula roscovita*. (Nach Lacaze-Duthiers.)

In allen Abbildungen sind die Gefässe, welche arterielles Blut führen, roth, die venöses Blut enthaltenden blau gezeichnet. Dabei ist das Herz in advisceralen Contractionen begriffen gedacht, derart, dass das arterielle Blut aus den Kiemengefässen in das Hypobranchialgefäss und das Herz strömt. Das aus dem hinteren Herzende entspringende grosse Visceralgefäss und seine ersten Verzweigungen enthalten dann ebenfalls noch arterielles Blut.

dg Dorsalgefäss.
dgf Dermalgefässe, Gefässe der Leibeswand.
dgc capillare, *dgl* längsverlaufende } Dermalgefässe.
dit Dermointestinalgefäss bei *Polycarpa*.
dvg Dorsovisceral- oder Dorsointestinalgefässe.
g Geschlechtsorgane.
hg Hypobranchialgefäss.
hga vordere, *hgp* hintere } Hypobranchialgefässe.
hzt Haftzotten.
if Infundibula der Kieme.
il Innere Längsgefässe der Kieme.
kf Kiemenfalten, sog. Leitfalten.
lg Längsgefässe in der primären Kiemenwand.
lpc Ligament des Pericards, von der Perivisceralwand gebildet.
lw Leibeswandung, zwischen Ektoderm und äusserer Peribranchialwand gelegen.
mg Mantelgefässe.
mgh Hypobranchialast, *mgv* Visceralast } des Mantelgefässes.
ml linkes vorderes Mantelgefäss bei *Molgula*
mlb Branchialstamm, *mld* Dermalstamm } des linken Mantelgefässes.
n Nierensack.
pv Perivisceralhöhle.
rsd aus dem Dorsalgefäss, *rsh* aus dem Hypobranchialgefäss } entspringender Ringsinus des Tentakelträgers.
spr Septum zwischen Peribranchial- und Perivisceralhöhle.
stbr Stomacobranchialgefäss.
stv Stomacovisceralgefäss.
tbg Trabekelgefäss.
tgd mit dem Dorsalgefäss, *tgh* mit dem Hypobranchialgefäss } durch den Ringsinus verbundene Tentakelgefässe.
tr_1 tr_2 tr_3 Transversalgefässe 1., 2., 3. Ordnung resp. Querfaltungen des Kiemendarms.
vcr Viscerocoronaria, vom Visceralstamm ausgehende Herzgefässe.
vg Visceralgefäss.
vgex Aussenast des Visceralgefässes bei *Molgula*.
vit Viscerointestinalgefäss.


1.
2.
3.
4.
i
c
dg
hg
lw
spr
nz
m
o
mgv
vg
mg
hzt
tr2
tr1
il
tr3
lg
tr1
tr2
tbg
tr1
if
kf
dgf
tgh
tgd
rsd
rsh
hg
dgf



Lith. Giesecke & Devrient.

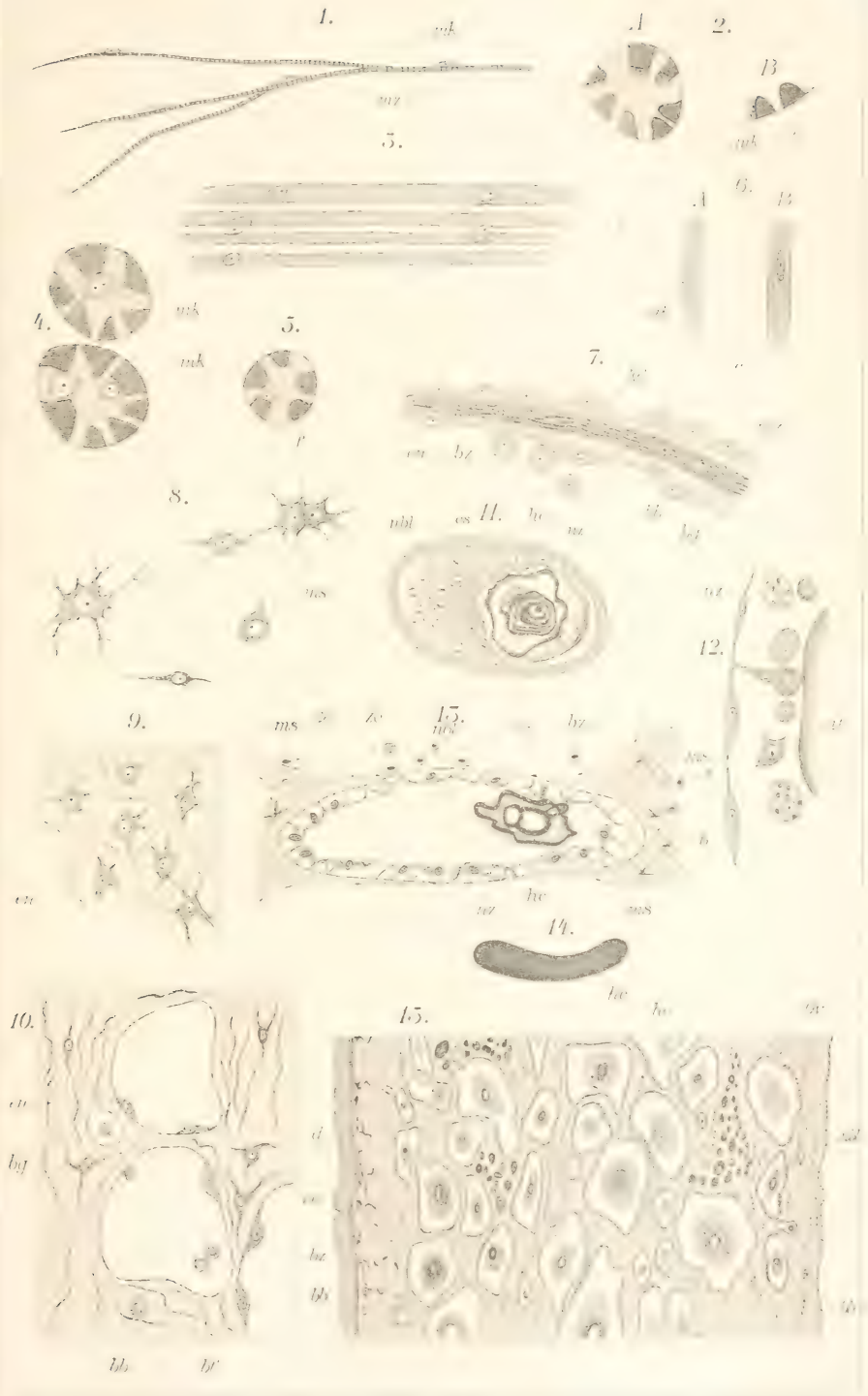
Erklärung von Tafel XXV.

Ascidien.

Fig.

1. Muskelfaserzellen aus der Cloakenregion von *Botryllus violaceus*. $\frac{1000}{1}$.
2. Querschnitte durch zwei primitive Muskelbündel von *Cynthia papillata*. In *B* ist nur ein Theil des Primitivbündels eingezeichnet worden. $\frac{1500}{1}$.
3. Stück aus der Ringmuskulatur von *Clavelina lepadiformis*. $\frac{1500}{1}$.
4. Querschnitte durch zwei primitive Längsmuskelbündel von *Clavelina*. $\frac{1500}{1}$.
5. Querschnitt durch ein in einen Nervenstrang eingebettetes primitives Längsmuskelbündel von *Phallusia mammillata*. Aus derselben Serie wie Fig. 8, Tafel XVII. $\frac{1000}{1}$.
6. Zwei Muskelfibrillen mit anliegenden Muskelkernen von *Cynthia papillata*. $\frac{1500}{1}$.
7. Querschnitt durch die Dorsalwand des ventralen Blutgefässes von *Ciona intestinalis*; Theil des in Fig. 10, Taf. XVIII abgebildeten Schnittes. $\frac{550}{1}$.
8. Mesenchymzellen aus der Leibeswand von *Phallusia mammillata*. $\frac{550}{1}$.
9. Stück aus der Endothelwand des ventralen Blutgefässes von *Ciona intestinalis*. $\frac{550}{1}$.
10. Querschnitt durch das den Endostyl umschliessende Bindegewebe mit kleineren Blutbahnen von *Ciona intestinalis*. $\frac{275}{1}$.
11. Querschnitt durch ein Nierenbläschen von *Microcosmus scrotum*. $\frac{16}{1}$. (Nach Dahlgrün.)
12. Querschnitt durch das das Intestinum umgebende Bindegewebe mit Nierenzellen von *Botryllus violaceus*. $\frac{550}{1}$.
13. Querschnitt durch ein Nierenbläschen und umgebendes Bindegewebe von *Ascidiella cristata*. $\frac{303}{1}$.
14. Harnconcrementstab aus der Niere von *Molgula occulta*. $\frac{2}{1}$.
15. Längsschnitt durch die Darmwand und das umgebende Bindegewebe mit Nierenbläschen von *Phallusia mammillata*. Circa $\frac{20}{1}$. (Fig. 13—15 nach Dahlgrün.)

bf = Bindegewebsfibrillen; *cs* = Krystallstäbchen in den Nierenbläschen; *en* = Endothelwände der Blutbahnen; *f* = Muskelfibrillen; *hc* = Harnconcretionen; *mk* = Muskelkerne; *nbl* = Nierenbläschen; *nz* = Nierenzellen; *Ov* = Ovarium resp. Eizellen; *zo* = Zoochlorellen.


1.
2.
A
B
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
mk
mz
bz
nbl
es
ms
hc
bg
bb
bf

es für *Hydra* und andere Formen kennt, gelegentlich Algenzellen beigegeben werden.

Im Blut befallen die Zoochlorellen gewöhnlich die Blutzellen. In diesen vermehren sie sich in der bekannten Weise, und dabei kann die Blutzelle vollständig zerstört werden, so dass die Algen gelegentlich auch frei in der Flüssigkeit schwimmen. Andererseits geht auch eine ganze Anzahl von den in die Blutkörperchen eingewanderten Algenzellen zu Grunde, da jene sie nach Art phagocytärer Zellen angreifen und bewältigen.

Ist die Zahl der Zoochlorellen eine grosse, so beeinflusst sie die Färbung des Blutes in bemerkenswerther Weise, und auch für das Ergebniss der chemischen Untersuchung des Blutes wird dann die Anwesenheit der Algenzellen nicht ganz ohne Bedeutung sein können, da sie sich nicht von den wahren Blutzellen trennen lassen und so wie diese der Einwirkung der angewendeten Agentien unterliegen. Es ist vielleicht nicht ganz unwahrscheinlich, dass der bei verschiedenen Behandlungsweisen so häufig in wechselnder Stärke auftretende grünlichgelbe Farbenton des Blutes auf verschiedene Mengen von Algenzellen zurückzuführen sein möchte.

III. In den Gefässen, vom Blute umspült, finden sich endlich noch gewisse feste, kalkige Bildungen, die Spicula, die z. Th. wenigstens von frei im Blute gelegenen Mesenchymzellen aus entstanden sein dürften und daher auch an dieser Stelle zu erwähnen sind, wenngleich ihrer erst weiter unten eingehender gedacht werden soll. Es ist aber auch möglich, dass manche der später ganz in den Blutgefässen liegenden Spicula zuerst im umgebenden Bindegewebe sich entwickelten und erst nachträglich in die Blutbahnen gelangten, sei es durch Einwanderung in die bereits in der Nachbarschaft vorhandenen Gefässe, sei es dadurch, dass neue Blutgefässe um die Spicula herum sich erst später ausbildeten. Die Spicula in den Blutbahnen, die die Gefässwandungen zuweilen stützen und begleiten, gleichen genau denjenigen, die im Bindegewebe ruhen, und unterscheiden sich zuweilen ziemlich auffallend von den Mantelspiculis (p. 231). Besonders zahlreich trifft man sie im Blut der *Rhabdocynthia papietensis* und *Rhabdocynthia complanata* und mancher *Culeolus*.

b. Die Blutflüssigkeit.

Das Blutplasma der Ascidien hat bisher von den Autoren nur eine weniger eingehende Berücksichtigung erfahren, als die Blutzellen. Zumeist wurde allerdings, besonders bei den chemischen Blutuntersuchungen, in der Weise verfahren, dass das gesammte ausfliessende Blut, also Zellen und Plasma, geprüft wurde, ohne dass eine Trennung in die beiden Bestandtheile vorher ausgeführt worden wäre. In manchen Fällen konnte aber trotzdem aus gewissen Anzeichen geschlossen werden, dass sich die Ergebnisse auf die Zellen und nicht das Plasma beziehen. Immer ist

das aber freilich nicht der Fall, und es bleibt dann zweifelhaft, welchem Bestandtheil des Blutes die fragliche Eigenschaft zukommt. So erwähnt z. B. Heller den chlorartigen Geruch des Blutes der *Ascidia fumigata;* es ist vielleicht möglich, dass er vorwiegend vom Plasma ausgeht. Ebenso riecht das Blut, wie freilich auch die anderen Gewebe des *Botrylloides cyanescens* intensiv nach Knoblauch.

Dass das Blutplasma der Ascidien, im Gegensatz zu den Blutzellen, ausnehmend arm an gelösten eiweisshaltigen Substanzen ist, hat zuerst Krukenberg mit besonderem Nachdruck betont und damit in Zusammenhang gebracht, dass das organische Nährmaterial von Zelle zu Zelle übertragen und nicht lediglich durch einen Säftestrom fortgeleitet wird. Daher zeigt das Blut (*Ciona intestinalis*, *Ascidia mentula*, *Ascidia fumigata*, *Phallusia mammillata*, *Botryllus violaceus*) meist keine stärkere Neigung zur Gerinnselbildung und trübt sich als Filtrat nur äusserst gering beim Erhitzen. Krukenberg erblickt demnach auch die vornehmlichste Bedeutung der Blutflüssigkeit darin, „dass sie ein für das Zellenleben günstiges inneres Medium bietet“. Nicht zu verkennen ist natürlich im Besonderen auch hier der Vortheil, dass die für die Athmung und Ernährung so überaus wichtigen Blutzellen, passiv im Strome des Blutplasmas schwimmend, viel rascher an entferntere Körperstellen gelangen können, als wenn sie die gleichen Strecken lediglich in amöboiden Bewegungen zurücklegen müssten.

c. Der Kreislauf des Blutes.

Bei aufmerksamer Durchsicht des den Verlauf der Blutgefässe schildernden Abschnitts (p. 538 u. fg.) lässt sich zwar schon eine Vorstellung davon gewinnen, in welcher Weise das Blut in den Gefässen kreist, allein es scheint mir doch im Interesse eines besseren Verständnisses wünschenswerth zu sein, hier im Zusammenhange auszuführen, welche Wege der Blutstrom bei den ad- und abvisceralen Herzcontractionen einschlägt.

Während der advisceralen Pulsationen functionirt das vordere Herzende als venöses und saugt das fast rein arterielle Blut des Hypobranchialgefässes auf. Das Visceralgefäss hat dann die Bedeutung einer Aorta und führt durch seine verschiedenen Stämme das sauerstoffreiche Blut den Eingeweiden zu. Die Verzweigungen des Visceralgefässes erwiesen sich als recht mannigfaltig, und gelegentlich liess sich eine grössere Anzahl selbstständiger Aeste unterscheiden, die das Blut den verschiedenen Organen gesondert übermittelten. So strömt der Inhalt des Visceralgefässes durch die Viscerointestinal- und Stomacoviscerateste nach dem Magen und Intestinum, häufig durch einen besonderen Viscerogenitalast zu den Geschlechtsorganen, durch die Viscerodermaläste in eine bestimmte Region der Leibeswand und durch Viscerocoronarien zum Herzen. Die capillaren Sinus, in denen alle diese Gefässe endigen, können selbst wieder miteinander verbunden sein, oft so innig, dass die einzelnen

Regionen, die von dem einen oder anderen Stamm versorgt werden, gar nicht mehr scharf auseinander zu halten sind. Bei den zahlreichen Ascidien, bei denen Mantelgefässe auftreten, besitzt das Visceralgefäss noch einen anderen, bald nahe beim Herzen, bald viel entfernter entspringenden Zweig, den Visceralast des Mantelgefässes, durch den das Blut dem äusseren Cellulosemantel zugeführt wird, um sich auch hier in capillaren Bahnen zu vertheilen.

In den die Eingeweide umgebenden Sinus verliert das Blut an Sauerstoffgehalt und wird venös; es muss daher zu den Kiemen geschafft werden, um sich zu erneuern, und dafür giebt es mehrere Bahnen. Nur das in den Cellulosemantel abgeflossene Blut kehrt zum Herzen zurück, ohne die Kiemen durchwandert zu haben, und es liegt daher die oben schon erwähnte Annahme nahe, dass den terminalen Gefässkölbchen der Mantelgefässe eine respiratorische Bedeutung zukommen möchte. Der Hypobranchialast des Mantelgefässes ist es, der das durch den Visceralast in centrifugaler Richtung beförderte Blut in das Hypobranchialgefäss und durch dieses ins Herz zurückbringt.

Der Weitertransport der Hauptmasse des durch das Visceralgefäss aus dem Herzen ausströmenden Blutes nach den Kiemen erfolgt einmal auf ziemlich directem Wege, indem bestimmte Regionen der Eingeweidesinus durch besondere Gefässe mit den Transversalgefässen der Kieme im Zusammenhang stehen. Häufig gilt das für die Lacunen in und an den Geschlechtsorganen, die durch Genitobranchialgefässe, und für gewisse lacunäre Bezirke am Intestinum, die durch Branchiointestinalgefässe mit den Kiemen verbunden sind. Die an die Kiemengefässe sich anschliessenden Theile dieser Bahnen durchsetzen zumeist ganz nach Art von echten Trabekelgefässen die Peribranchialräume.

Einen zweiten und sehr wichtigen Weg zu den Kiemen bildet das Dorsalgefäss, in dessen Hinterende gewöhnlich der grösste Theil des venösen, den Darmtractus umspülenden Blutes durch mehrere Aeste (Dorsovisceral- oder Dorsointestinaläste) übertritt. Allerdings soll bei vielen Formen das Dorsalgefäss durch einen starken Ast auch mit dem Hinterende des Herzens in directem Zusammenhang stehen, und dann empfängt es von hinten nicht nur venöses Blut aus den Capillaren, sondern auch eine beträchtliche Menge arteriellen Blutes (*Ascidia*). In dem Dorsalgefäss, dass übrigens noch seitliche kleinere Stämmchen aus der Leibeswand in sich aufnimmt, strömt das Blut von hinten nach vorn zu und umspült das Ganglion, die Neuraldrüse und Flimmergrube. Aus dem Dorsalgefäss tritt es in die Transversalgefässe der Kiemen und die Flimmerbogengefässe über.

Der dritte Weg zwischen den Endcapillaren des Visceralgefässes und den Kiemen verläuft zum grossen Theil in den Leibeswandungen. Das reiche Gefässsystem dieser letzteren steht zwar nur in einem verhältnissmässig wenig umfangreichen Gebiet mit den Lacunen des Visceralgefässes in directem Zusammenhang, aber eine scharfe Abgrenzung lässt

sich nicht durchführen, und das aus dem Visceralgefäss in die Leibeswand eintretende Blut kann nach und nach in alle Dermalgefässe hingelangen. Aus den Lacunen der Leibeswand führen zahlreiche grössere und kleinere Trabekelgefässe in die Transversalbahnen der Kieme, so dass sich also in diesen das ganze durch das Visceralgefäss aus dem hinteren Herzostium ausströmende Blut — ausgenommen nur die durch dem Visceralast des Mantelgefässes abfliessende Menge — ansammelt.

Wo, wie bei manchen Molguliden, vorn links ein zweites Mantelgefäss sich ausbildet, tritt zwischen einer bestimmten Region der venösen Lacunen der Leibeswand und der Kieme noch eine besondere indirecte Verbindung eben durch jenes Mantelgefäss auf. Sein Dermalstamm leitet das Blut aus den dermalen Lacunen in den Cellulosemantel; sein Branchialstamm führt es in eines der Transversalgefässe der Kieme, wie es scheint stets ganz nahe an das Hypobranchialgefäss heran, so dass hier im Kiemendarm kaum noch eine wesentliche Oxydirung des Blutes erfolgen könnte. Das wäre auch überflüssig, wenn wirklich im Mantel bereits die Respiration vor sich gegangen ist.

Das dorsal und seitlich durch die genannten Gefässe in die Transversalbahnen der Kiemen und in das Flimmerbogengefäss einströmende, fast ganz venöse Blut durchfliesst die feinen längs und quer verlaufenden Gefässe des Kiemendarms, wird arteriell und tritt in das Hypobranchialgefäss über, um durch dieses dem Herzen zugeführt zu werden. Der Hypobranchialstamm nimmt ausserdem noch den Hypobranchialast des Mantelgefässes und einige kleinere, vorwiegend venöses Blut führende Zweige aus der Leibeswand in sich auf. —

Kehrt sich die Contractionsrichtung des Herzens um, so schlägt der Blutstrom während der ganzen Dauer der abvisceralen Pulsationen in allen Theilen genau die entgegengesetzte Richtung wie vorher ein. Im Einzelnen auch diesen Strom in allen seinen Richtungen hier zu verfolgen, scheint mir überflüssig zu sein; an der Hand der auf Tafel XXIV gezeichneten Abbildungen wird sich jedermann nach dem eben Gesagten den abvisceralen Kreislauf des Blutes construiren können.

4. Das Epicard.

Bei den Knospen bildenden Ascidien, die Botrylliden und Polystyeliden ausgenommen *), entstehen am Hinterende des Kiemendarms Aus-

*) Auch bei vielen anderen Synascidien ist zwar bisher ein Epicard nicht beobachtet worden; es sind das aber solche Formen, die entweder nur durch die Beschreibungen älterer Autoren bekannt sind, oder bei denen nach einem Epicard überhaupt nicht besonders gesucht wurde. Nur bei *Perophora* dürfte das Epicard gänzlich fehlen, wenn man nicht die winzigen Ausbuchtungen am hinteren Ende des Kiemendarms (vgl. Taf. VIII, Fig. 4) als rudimentäre Andeutungen dieses Gebildes auffassen will, obwohl sie weder an der Bildung des Herzens, noch der Knospen irgendwie sich betheiligen. Bei *P. viridis* fand Lefevre (1898), dass die entodermale Scheidewand der Stolonen sich in die Wandung

stülpungen des Entodermepithels, die auf frühen Embryonalstadien zumeist paarig, je eine links und rechts, auftreten, dann an verschiedenen Stellen miteinander verwachsen können und in wechselnder Weise den hinteren Körperabschnitt durchsetzen. Dieses Gebilde wurde von Van Beneden und Julin Epicard genannt, war aber schon lange vorher für eine ganze Reihe Synascidien genau und zutreffend beschrieben worden. Im Besonderen hatte bereits Kowalevsky (1874) für *Amaroucium proliferum* den Nachweis geliefert, dass hier das ganze Abdomen und Postabdomen von einer „Doppelscheidewand", deren beide Blätter stellenweise ziemlich weit auseinander weichen und einen ansehnlichen centralen Hohlraum umschliessen können, durchsetzt wird. Die Doppelwand trennt die primäre Leibeshöhle in zwei Abschnitte, die im Bereiche des Postabdomens annähernd gleich gross, im Abdomen aber sehr verschieden sind, da hier der ganze Verdauungstractus im dorsalen Abschnitt gelegen ist. In jungen Thieren fand Kowalevsky einen deutlichen Zusammenhang des Epithels der Doppelscheidewand mit dem Kiemendarm und eine Verbindung der Kiemendarmhöhle mit dem Lumen des Septums. In alten Thieren scheint sich aber der Zusammenhang zu lösen, wenigstens liess sich dieser nicht mehr nachweisen. Ganz zutreffend haben auch Della Valle (1881) bei *Fragarium arcolatum* und Drasche (1883) bei mehreren Polycliniden das Epicard geschildert und als setto endodermico oder Entodermrohr bezeichnet. Ebenso ist bereits von Kowalevsky die Bedeutung dieses Entodermrohrs für die Knospung klar erkannt worden. Es schien mir nothwendig, hier diese historischen Daten vorauszuschicken, um die zahlreichen irrthümlichen Angaben, die über die Entdeckung dieses Organs verbreitet wurden, richtig zu stellen. Bei *Clavelina* wurde allerdings im entwickelten Thier zuerst durch Van Beneden und Julin das Epicard als ein neben dem Herzen und Pericard bestehendes Organ erkannt, während ich es nur in den Larvenstadien beobachtete.

Der Bau des Epicards ist überaus einfach. An allen Stellen wird die Wandung von einem durchaus einschichtigen Epithel gebildet, das in der Regel über weite Strecken sehr stark abgeflacht erscheint (Fig. 1—3, Taf. XXIV). Aber auch ausserhalb der Plattenepithelregionen bleibt die Epicardialwand fast überall zart und aus kleinen cubischen oder niedrigen prismatischen Zellen zusammengesetzt. Tiefgreifende histologische Veränderungen erfolgen nur dann, wenn die Knospenvermehrung eintritt und das innere Knospenblatt aus dem Epicard sich bildet.

Die Gestalt des Epicards stimmt im Allgemeinen bei allen Synascidien ziemlich überein: sie gleicht einem mehr oder minder langgestreckten, taschenförmigen Sack, der in dorso-ventraler Richtung in der

des linken Peribranchialraums der an den Stolonen knospenden Thiere fortsetzt, und er glaubt, dass der Verbindungsstrang zwischen Stoloentoderm und Peribranchialraum dem Epicard der anderen Ascidien gleichwerthig sei.

Regel stark zusammengedrückt, seitlich in die Breite gezogen erscheint. An dem Vorderende hängt das Epicard, entsprechend seinem paarigen Ursprung, an zwei Stellen mit dem Kiemendarm zusammen. In der Jugend besteht wohl immer eine Verbindung der Kiemendarm- und Epicardialhöhlen, im Alter schwindet sie häufig, weil die Ränder der Ostien miteinander verwachsen. Im mittleren Bereich verläuft es ventral vom Darmtractus, durch diesen oft ganz an die Bauchseite des Thieres gerückt (*Clavelina*; Fig. 2, Taf. VIII), während es in anderen Fällen (viele Polycliniden) etwas näher der Hauptaxe bleibt und namentlich im Postabdomen eine quer verlaufende Scheidewand darstellt, die oft (*Fragaroides*, *Circinalium*) die gesammte primäre Leibeshöhle so vollkommen in eine dorsale und ventrale Partie sondert, dass hier keine Verbindung der dorsalen und ventralen Blutbahnen auftreten kann. Das hinterste Ende verhält sich verschieden. Häufig zieht es sich in zwei Zipfel aus, die sich zumeist an die Dorsalwand des Pericards anlegen (Fig. 3, Taf. XXIII), bei den Polycliniden aber (*Fragaroides*, Textfigur 122, p. 510) so weit nach rechts und links auseinander weichen, dass sie an den Seitenwänden des Pericards entlang laufen und diese oft rinnenförmig in die Pericardialhöhle einstülpen.

Bei den aus dem befruchteten Ei sich entwickelnden Individuen der *Clavelina* soll nach den Untersuchungen von Van Beneden und Julin das Hinterende des Epicards nicht einfach blind endigen, sondern sich als „lame épicardique“ in die Stolonen fortsetzen, um deren entodermale Scheidewand zu bilden, während in den Stolonen, die von den durch Knospung entstandenen Individuen ausgehen, die Scheidewände von Fortsätzen der Pericardialwand gebildet werden, weil das Epicard hier in zwei blinde Zipfel ausläuft, die sich nicht bis in das hinterste Körperende erstrecken, sondern bereits unmittelbar hinter dem Magen endigen. Dieser Gegensatz des Verhaltens des Epicards bei den verschiedenen Individuen der *Clavelina* ist immerhin auffallend, und zwar umsomehr, als in allen anderen Stücken eine vollständige Uebereinstimmung des Baues der aus Eiern und aus Knospen entstandenen Thiere besteht. Der bei so manchen Tunicaten scharf hervortretende Polymorphismus der geschlechtlich und ungeschlechtlich erzeugten Generationen erschiene demnach bei *Clavelina* auf die erwähnten Unterschiede des Epicards beschränkt. Ich kann aber nicht umhin, hier darauf aufmerksam zu machen, dass Van Beneden und Julin keine einzige Abbildung gegeben haben, aus der sich entnehmen liesse, dass in der That das Epicard in die entodermale Scheidewand des Stolos übergeht. In den ältesten, von mir aus Larven gezüchteten Solitärthieren, die allerdings erst eine Länge von 4—5 mm besassen, aber die Anlagen der Geschlechtsorgane bereits erkennen liessen, war das noch nicht der Fall, und das Herz erstreckte sich weiter nach hinten als das Epicard.

Schon aus den oben mitgetheilten Thatsachen lässt sich entnehmen, dass die physiologische Bedeutung des Epicards vornehmlich darin

besteht, dass es das Entoderm bildende Organ bei der Knospung darstellt. Des Näheren kann das an dieser Stelle noch nicht ausgeführt werden, dagegen wird im XV. Kapitel ausführlich dargethan werden, in welcher verschiedenen Weise sich das Epicard bei den verschiedenen Ascidiengruppen an der Knospenbildung betheiligt und wie das innere Knospenblatt, das aus dem Epicard hervorgeht, in den späteren Entwickelungsstadien sich umgestaltet.

Eine besonders wichtige Bedeutung des Epicards — schon der Name des Organs weist darauf hin — glaubte man darin zu erkennen, dass es in unmittelbarer Nachbarschaft des centralen Gefässapparates gelegen ist und zuweilen mit dem Pericard eng verbunden zu sein schien. Es müssen daher die Beziehungen zwischen Herz und Epicard an dieser Stelle mit einigen Worten klargelegt werden; doch kann hier nur das Verhalten im voll entwickelten Thier untersucht werden, da die verwickelten Vorgänge bei der Bildung dieser Organe in Embryonen und Knospen, die übrigens durchaus noch nicht in vollkommen befriedigender Weise erkannt sind, erst später beschrieben werden sollen. Mag vielleicht auch auf bestimmten Entwickelungsstadien bei manchen Ascidien eine Communication zwischen der Epicardial- und Pericardialhöhle bestehen, so ist das doch sicher immer nur eine vorübergehende Erscheinung, und im ausgebildeten Thier kann die Epicardialhöhle zwar mit der Kiemendarmhöhle, aber nicht mit der Pericardialhöhle in Verbindung stehen. Dagegen legt sich zuweilen die ventrale Epicardialwand an die Dorsalseite des Pericards ganz dicht an, doch habe ich niemals, auch wenn eine trennende Gallert- oder Mesenchymschicht fehlte, eine vollkommene Verwachsung beider Epithelien zu einer einheitlichen membranösen Schicht beobachtet, sondern vermochte sie immer noch als zwei gesonderte Plattenepithelien nachzuweisen.

Van Beneden und Julin haben angenommen, dass es eine der wichtigsten Aufgaben des Epicards sei, die Herzsutur, die sie als eine offene Herzspalte ansehen, zu bedecken und zu verschliessen (siehe oben p. 508). Sie haben den Streifen des ventralen Epicardialepithels, der den Verschluss besorgt, als raphé cardiaque bezeichnet und scheinen anzunehmen, dass das Verhalten, das sie bei *Clavelina* beobachtet hatten, ein allgemein giltiges sei. Indessen hat schon Maurice (1888) ausgeführt, dass bei *Fragaroides*, und vielleicht verhält es sich bei allen Polycliniden ähnlich, eine raphé cardiaque im Van Beneden'schen Sinne überhaupt nicht vorkommt. Denn die beiden Epicardialzipfel umgreifen hier links und rechts das Pericard, während das hufeisenförmige Herz ventral und dorsal, nahe der Medianebene, in weiter Entfernung vom Epicard sich in die Pericardialwand nach aussen zu umschlägt. Von einem Verschluss der Herznaht durch das Epicard kann also hier keine Rede sein (vgl. Textfigur 122, p. 510). Wo die Ränder der Herznaht nicht vollständig miteinander verwachsen, wird in der Regel der Verschluss der Herzhöhle gegen die primäre Leibeshöhle durch eine Binde-

gewebsbrücke herbeigeführt, die sich dem Herzschlitz anlegt (Fig. 5, Taf. XXIII). Auch bei *Clavelina* fand ich es so (vgl. die Abbildungen auf Tafel XXIII), wenngleich ich die Möglichkeit nicht in Abrede stellen möchte, dass vielleicht gelegentlich Pericard und Epicard so nahe aneinander rücken, dass für eine Mesenchymzwischenschicht oder auch nur für eine Gallertlage kein Raum mehr bleibt. Jedenfalls aber kann ich es nicht als das für alle Ascidien normal giltige Verhalten ansehen, dass das Epicard dazu dient, den Verschluss der Herzhöhle im mittleren Bereich des Organs herbeizuführen, so dass nur vorn und hinten noch je ein Ostium bestehen bleibt, aus dem die grossen Körpergefässe entspringen können.

Im Anschluss an die oben gegebene Darstellung des Baues des Epicards bei den Knospen bildenden Ascidien muss ich darauf aufmerksam machen, dass neuerdings von Julin (1899) bei einer Anzahl Monascidien ein Epicard beschrieben wurde, das allerdings im ausgebildeten Thier nur in ziemlich reducirtem Umfang bestehen bleibt, im Embryo aber stärker hervortreten soll (*Styelopsis grossularia, Lithonephria cugyranda*). Wir werden im folgenden Abschnitt bei einer anderen Monascidiengattung (*Ciona*) als Perivisceralhöhle ein sehr umfangreiches Gebilde kennen lernen, das dem Epicard der knospenden Ascidien zweifellos homolog ist, aber bei den übrigen Monascidien ist es mit Sicherheit noch nicht erkannt worden. Auch bei *Rhopalaea* breitet sich im hinteren Körperabschnitt, in ganz ähnlicher Weise wie bei *Diazona*, dorsal vom hufeisenförmig gekrümmten Herz ein Epicard aus, das sich mit einem schmalen Fortsatz zwischen die beiden Darmschenkel einschiebt, ohne aber auch nur entfernt die Ausdehnung zu gewinnen, die die Perivisceralhöhle der *Ciona* zeigt. Die Beurtheilung dieses Epicards der *Rhopalaea* hängt naturgemäss davon ab, welche Stellung diese Form in einem natürlichen Ascidiensystem einnimmt. Ist die *Rhopalaea*, wie die Einen annehmen, der *Ciona* nächstverwandt, so wird man ihr Epicard als eine noch unvollkommen entwickelte Perivisceralhöhle aufzufassen haben. Steht sie aber den Gattungen *Diazona*, *Sluiteria*, *Ecteinascidia* und ähnlichen näher als der *Ciona*, so wird man ihr Epicard als ein ursprünglich für die Knospung wichtiges Organ ansehen müssen. Allerdings ist Knospung bei *Rhopalaea* noch nicht beobachtet worden. Es mag vielleicht sein, dass sie, wie es Lahille für nicht ganz unwahrscheinlich hält, dennoch vorkommt; vielleicht aber pflanzt sich diese Gattung ausschliesslich geschlechtlich fort, und dann läge die Annahme am nächsten, dass bei ihren Vorfahrenformen zwar Knospenbildung erfolgte, dass aber jetzt diese Fähigkeit verloren gegangen ist, obwohl sich im Epicard ein für die Knospung wichtiges Organ noch erhalten hat. (Vgl. Anmerkung p. 574.)

Bei *Styelopsis grossularia* erscheinen im ausgebildeten Thier die beiden Epicardialausstülpungen des Embryos nicht mehr als selbstständige

Aussackungen, sondern ihre Wandungen werden, nachdem die Lumina geschwunden sind, wieder ganz in den Kiemendarm aufgenommen und bilden füglich das bewimperte Cylinderepithel, das seitlich von der Retropharyngealrinne gelegen ist. Bei *Lithonephria cuyyranda* entsteht auf der linken Seite auch im Embryo keine Epicardausstülpung mehr, und die embryonale rechte schwindet ebenfalls nach der Festsetzung der Larve vollkommen, indem sie in die hintere, von Kiemenspalten nicht durchbrochene Wand des Kiemendarms einbezogen wird. Hier unterscheidet sie sich später auch nicht mehr histologisch von den benachbarten Regionen des Entodermepithels.

Auf diese Auffassung Julin's wird im XIV. Kapitel noch eingegangen werden müssen. Doch möchte ich schon hier nicht unterlassen, meine Bedenken gegen Julin's Deutungen auszusprechen, selbst wenn die Thatsachen richtig beobachtet sein sollten. Dass das Letztere für *Ciona* nicht zutrifft, ist bereits durch Damas und Selys-Longchamps erwiesen worden, und auch in Bezug auf die anderen Formen bestehen bei mir starke Zweifel. Jedenfalls sind die zum grossen Theil skizzenhaften Abbildungen nicht geeignet, als besonders beweiskräftig zu gelten.

5. Die Perivisceralhöhle.

Im hinteren Körperabschnitt der *Ciona* fand Kupffer eine von besonderen endothelialen Wandungen begrenzte Höhlung, die die Eingeweide umgiebt, und die von ihm als „Leibeshöhle" bezeichnet wurde. Auch Roule hat sie in derselben Weise gedeutet und „cavité générale postérieure" genannt; Van Beneden und Julin beschrieben sie unter dem Namen „espace périviscéral" und vermutheten, dass sie dem Epicard der anderen Ascidien homolog sei.

Eine befriedigende Lösung der controversen Ansichten über die Bedeutung und auch die Beschaffenheit der Perivisceralhöhle haben erst die entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen von Newstead (1893), Damas (1899) und Selys-Longchamps (1900) gebracht. Erst verhältnissmässig spät, in der festgesetzten Larve, beginnt die Bildung des Perivisceralraums, indem jederseits links und rechts von der Retropharyngealrinne die Hinterwand des Kiemendarms sich nach hinten zu bruchsackartig ausstülpt und den Darmtractus nach und nach umwächst.

Die medialen Wände dieser beiden Ausstülpungen des Kiemendarms fügen sich zur Bildung eines Septums aneinander, indem sie nur spärliches Bindegewebe zwischen sich einschliessen. Auf einer weiten Strecke weichen die beiden Epithelien des Septums auseinander, um das Pericard und wahrscheinlich auch den Oesophagus mit den sie umhüllenden Bindegewebsschichten aufzunehmen. So entsteht ventral das Pericardial-Septum oder Pericardial-Ligament, durch das der centrale Gefässapparat in seiner Lage festgehalten wird. Die beiden Perivisceralausstülpungen dehnen sich allmählich so weit nach hinten und nach

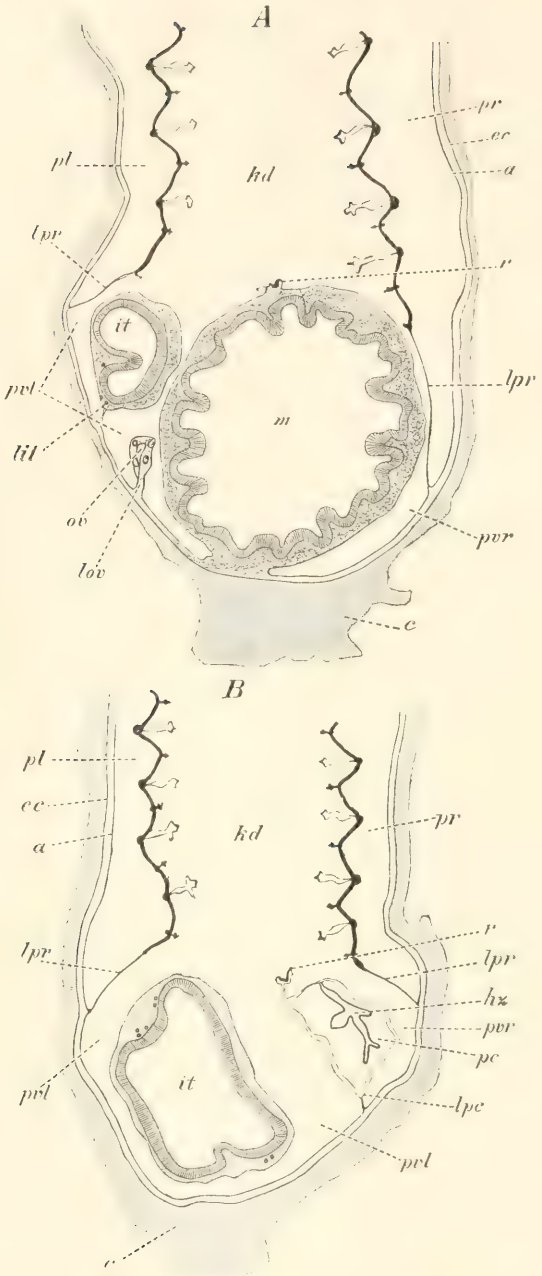


Fig. 128.

Zwei frontale Längsschnitte durch das Hinterende einer jungen *Ciona intestinalis*. (Nach Damas.)

a = Aeusseres Peribranchialepithel; *c* = Cellulosemantel; *ec* = Ektodermepithel; *hz* = Herz; *it* = Intestinum; *kd* = Kiemendarm; *lit* = Ligament oder Septum des Intestinums *lov* = Ovarialligament; *lpc* = Pericardialseptum oder -Ligament; *lpr* = Peritonealseptum zwischen Peribranchial- und Perivisceralhöhle (lame péritonéale Roule's); *m* = Magen; *ov* = Ovarium; *pc* = Pericard; *pl* = linker, *pr* = rechter Peribranchialraum; *pvl* = linke, *pvr* = rechte Perivisceralhöhle; *r* = Retropharyngealrinne.

allen Seiten hin aus, dass sie die primäre Leibeshöhle zum grossen Theil verdrängen, mit ihren hinteren und peripheren Wandungen dem ektodermalen Hautepithel in ähnlicher Weise sich nähern, wie die äussere Peribranchialwand, und mit ihren vorderen Wänden den Hinterenden der Peribranchialräume sich dicht anlegen. Es werden demnach die im hinteren Körperabschnitt der *Ciona* gelegenen Eingeweide von dem Perivisceralepithel in einer ganz ähnlichen Weise umschlossen und umhüllt, wie es bei *Styelopsis* oder Botrylliden durch die hinteren Wandungen der Peribranchialräume geschieht, und die Perivisceralhöhle spielt eine ähnliche Rolle, wie hier die hinteren Abschnitte der Peribranchialräume (vgl. Textfiguren 119 und 120, p. 491 und 494). Die beiden Perivisceralausstülpungen sind sehr verschieden umfangreich. Die grössere, linke umgiebt fast das ganze Intestinum, die linke Seite des vorderen Darmtractus und des Pericards: die kleinere, rechte umschliesst den grösseren Theil des Pericards und die rechte Seite des vorderen Darmtractus (vgl. Textfig. 128). Wenn in älteren Stadien die Geschlechtsorgane sich entwickeln, werden auch sie vom Epithel des linken Perivisceralraums umwachsen. So entstehen ausser dem Pericardialseptum noch andere Ligamente oder septenähnliche Bildungen, die den Darmtractus und die Geschlechtsorgane tragen. In allen diesen Septen und in der Leibeswandung, zwischen den Perivisceralepithelien einerseits und dem Ektoderm oder dem Darmcanal, den Geschlechtsorganen und dem Pericard andererseits, bleiben im spärlichen Bindegewebe Lückenräume der primären Leibeshöhle bestehen, die wohl alle als Blutbahnen dienen und miteinander im Zusammenhang stehen.

Auch im ausgebildeten Thier erhalten sich die beiden Theile der Perivisceralhöhle getrennt, wenngleich es nicht ausgeschlossen ist, dass das Pericardialseptum an der einen oder anderen Stelle ausserhalb des Bereichs des Pericards, wo die medialen Wände der beiden Perivisceralhöhlen sich inniger aneinander legen, eine Perforation erhält. Dieses trennende Pericardialseptum (lame mésentérique péricardique Roule's) verläuft — entsprechend der ungleichen Ausdehnung der beiden Perivisceralhöhlen — nicht genau in der Medianebene, sondern schräg, in der Art, dass das Hinterende ziemlich auffallend weit nach rechts verschoben erscheint, während das Vorderende genau hinter dem medianen Retropharyngealbande seinen Ursprung nimmt. Es scheint, dass die Schrägstellung des Septums mit zunehmendem Alter des Thieres immer schärfer hervortritt (vgl. Textfig. 123 *A*, p. 517, Fig. 128 *B*). Das Septum besteht aus den beiden medialen platten Perivisceralepithelien und einer dünnen Zwischenschicht von Bindegewebe. In der weitaus umfangreichsten mittleren Region weichen die beiden Epithelien auseinander, und hier liegt, von wenig Bindegewebe umgeben, das Pericard und Herz. Im Bindegewebe verzweigen sich die aus dem Visceralgefäss entspringenden Herzgefässe (Fig. 7, 12, 13, Taf. XXIII). Besonders in ganz jungen Thieren fällt es auf, dass für das Herz im Septum hauptsächlich dadurch

Raum geschaffen wird, dass die Medialwand des rechten Perivisceralraums sich weit einbuchtet, während die des linken mehr straff gespannt erscheint (Texfigur 128 *B*).

Die oben geschilderte Entwickelung der Perivisceralhöhle erklärt es, dass jeder Theil selbstständig vorn in die Kiemendarmhöhle einmündet, und diese Verbindungen bleiben zeitlebens bestehen (Textfigur 123). Kupffer kannte diese Oeffnungen nicht, wohl aber glaubte er, dass an der Ventralseite eine kleine Perforation vorhanden sei, durch welche die Perivisceralhöhle mit dem „Wasserraum", d. i. die Peribranchialhöhle, communicire. Regelmässig bei starker Contraction des Thieres sollte auf diesem Wege Wasser in die Perivisceralhöhle hinein gelangen. Roule (1884) stellte eine derartige Verbindung zwischen Perivisceral- und Peribranchialhöhle mit Recht in Abrede, übersah aber freilich auch die beiden thatsächlich vorhandenen Oeffnungen in die Kiemendarmhöhle. Die Existenz dieser letzteren vermutheten zuerst Van Beneden und Julin (1886), indem sie von der jetzt als zutreffend erkannten Auffassung ausgingen, dass die Perivisceralhöhle der *Ciona* dem Epicard der *Clavelina* homolog sei und daher mit dem Kiemendarm im Zusammenhang stehen müsse. Um ihre Ansicht zu begründen, wiesen sie darauf hin, dass Kupffer am hinteren Ende des Kiemendarms rechts und links je eine grössere, von den Kiemenspalten verschiedene Oeffnung beobachtet hatte, die allerdings in die Peribranchialräume führen sollten; sie nahmen aber an, dass dies ein Irrthum sei, und dass diese beiden Spaltöffnungen in Wirklichkeit die Mündungen der Perivisceralhöhlen darstellen. Die Richtigkeit dieser Ansicht wurde durch Newstead und Damas dargethan.

Mit Ausnahme der beiden Oeffnungen in den Kiemendarm ist die Perivisceralhöhle nach vorn zu durch ein membranartiges Septum ganz abgeschlossen. Nicht unpassend hat Roule diese Bildung Peritoneallamelle (lame péritonéale) genannt; sie spannt sich zwischen den Peribranchialräumen und den beiden Perivisceralhöhlen als trennendes Septum aus (Textfig. 123, p. 517). Dieses Peritonealseptum besteht, wie schon Roule richtig erkannt hat, aus 3 Schichten. Vorn liegt das ektodermale flache Peribranchialepithel, hinten die dünne Perivisceralwand, dazwischen meist spärliches Bindegewebe, das Blutbahnen führt. Entsprechend der grossen Ausdehnung der Perivisceralhöhle und der hinteren Peribranchialwände, stellt das Peritonealseptum eine ziemlich umfangreiche, mehrfach gekrümmte, ein- und ausgebuchtete Scheidewand dar, die den ganzen hinteren Leibesabschnitt gegen den vorderen zu abschliesst. Durchsetzt wird das Septum auf der Dorsalseite von dem Enddarm und Oesophagus, den Ausführungsgängen der Geschlechtsorgane und dem grossen Dorsalgefäss, ventral vom Hypobranchialgefäss. Doch bestehen an diesen Stellen keine Oeffnungen der Perivisceralhöhlen in die primäre Leibeshöhle, sondern mit Ausnahme der beiden ursprüng-

lichen Verbindungen mit der Kiemendarmhöhle ist die Perivisceralhöhle allseitig abgeschlossen.

So wie bei vielen Ascidien die Peribranchialepithelien die Eingeweide umhüllen und septenartige Bildungen erzeugen (siehe oben p. 490 u. folg.), thun das bei *Ciona* die Wände der Perivisceralhöhlen. Roule hat diese Septen und Ligamente als „véritables lames mésentériques" bezeichnet, und hierher gehören, abgesehen von dem primären, das Pericard umschliessenden Septum, an dessen Bildung beide Theile der Perivisceralhöhle sich betheiligen, nur Faltungen der linken Perivisceralwand. Solche Septen entwickeln sich besonders für die Geschlechtsorgane und für den Intestinaltractus als Ovarial- und Intestinalligamente.

In histologischer Beziehung stellen alle Wandungen der Perivisceralhöhle ein durchaus einschichtiges, sehr zartes, an vielen Stellen ganz plattes Epithel dar. Ich finde wie Damas, im Gegensatz zu Roule, dass die Plattenzellen bei Flächenansicht ziemlich regelmässig polygonal erscheinen und fast immer geradlinig aneinander stossen, ohne erheblichere Ein- und Ausbuchtungen zu zeigen.

Das Lumen der Perivisceralhöhlen ist mit Wasser erfüllt. Bei stärkeren Leibescontractionen erfolgt stets ein Austausch mit dem Athmungswasser des Kiemendarms. Da die beiden Spalten, die die Verbindung zwischen Kiemendarm- und Perivisceralhöhle herstellen, eine ansehnliche Grösse besitzen, können mit dem Wasser auch kleinere Organismen in den hinteren Hohlraum gelangen. Doch geschieht das nur seltener, denn die Einrichtungen des Kiemendarms sind derart, dass die zur Ernährung geeigneten, mit dem Athmungswasser in das Thier eintretenden festen Körper möglichst vollzählig dem Oesophagus zugeführt werden. Nach Roule finden sich auch Gewebszellen in der Perivisceralhöhle, die den Elementen in der Pericardialhöhle gleichen sollen und die wohl nur abgelöste Wandzellen sein könnten.

Die Perivisceralhöhle erhält dadurch noch eine besondere Bedeutung, dass ihre Wandung sich an der Bildung der Doppelgefässe betheiligt, die den hinteren Abschnitt des Cellulosemantels und die Haftzotten durchsetzen. Wie bereits oben (p. 553) erwähnt wurde, stülpt sich die Wand der linken Perivisceralhöhle in das vom Ektoderm umgrenzte Mantelgefäss in der Art ein, dass in diesem eine Scheidewand entsteht, die dem ganzen Gefässverlauf folgt und alle Gabelungen und Verzweigungen mitmacht. Die Scheidewand setzt sich, ihrer Genese entsprechend, aus zwei dicht miteinander verwachsenen Plattenepithelien zusammen, die zwischen sich kein Lumen mehr freilassen. Würden die beiden Lamellen auseinander weichen, so müsste der zwischen ihnen entstehende Raum als eine Fortsetzung der linken Perivisceralhöhle aufgefasst werden (Damas).

Die morphologische Bedeutung der Perivisceralhöhle der *Ciona* und die Homologie dieses Organs mit dem Epicard der übrigen Ascidien wird nach den gegebenen Ausführungen kaum zweifelhaft erscheinen.

Es ist das Verdienst von Van Beneden und Julin, zuerst diesen Vergleich in scharfsinniger Weise gezogen zu haben, indem sie die Angaben früherer Autoren in selbstständiger Art umdeuteten. Die Beobachtungen Newstead's und Damas' bestätigten diese Auffassung der belgischen Autoren und erwiesen es, dass die Perivisceralhöhle in keiner Weise auf die primäre Leibeshöhle oder das Blastocöl bezogen werden kann. Die Homologie der Perivisceralhöhle und des Epicards schliesst natürlich nicht aus, dass gewisse Verschiedenheiten zwischen beiden Gebilden bestehen. Die Wandungen der Perivisceralhöhle der *Ciona* treten zu den Eingeweiden in viel innigere Beziehung, als das Epicard der stockbildenden Ascidien. Sie umhüllen, wie wir gesehen haben, ganz nach Art eines peritonealen Blattes den Verdauungstractus, das Pericard und die Geschlechtsorgane, während das Epicard ganz selbstständig und unabhängig neben diesen Organen hinzieht und höchstens an das Pericard sich etwas inniger anlegt.

Die Homologie von Epicard und Perivisceralhöhle ergiebt auch ohne Weiteres, dass, wie oben (p. 553) schon angedeutet worden ist, die Mantelgefässe und Haftzotten der *Ciona* mit den Stolonen der socialen Ascidien*) zu vergleichen sind. Allerdings darf eine wesentliche Verschiedenheit im physiologischen Verhalten dieser Stolonen und Mantelgefässe nicht übersehen werden; sie besteht darin, dass aus und an den ersteren durch Knospung neue Individuen entstehen, während an den Mantelgefässen der *Ciona* niemals Andeutungen davon zu bemerken sind, dass hier Knospen sich bilden könnten.

Diese Verschiedenheiten im Verhalten der Perivisceralhöhlen und Mantelgefässe der *Ciona* einerseits und des Epicards und der Stolonen der Clavelinen andererseits legen die Frage nahe, welche Verhältnisse wohl als ursprünglichere, phylogenetisch ältere zu betrachten sein möchten. Newstead hält *Ciona* für eine stark modificirte Form und leitet daher die Perivisceralhöhle von einer epicardähnlichen Bildung, wie sie sich bei *Clavelina* findet, ab. Der Mangel einer Perivisceralhöhle bei den übrigen Monascidien gilt ihm als ein ursprünglicher, und er glaubt daher nicht an eine Vorfahrenform mit wohl ausgebildeter Perivisceralhöhle, die später erst sich rückgebildet hätte. Ganz anders beurtheilt Damas die Perivisceralhöhle der *Ciona*, denn er fasst sie als eine ursprüngliche Bildung auf, auf die das Epicard der stockbildenden oder knospenden Ascidien zurückzuführen sei. Da die Knospung erst nachträglich bei verschiedenen Formen innerhalb des Tunicatentypus entstanden sei, erscheine es am wahrscheinlichsten, dass die physiologische Bedeutung der am hinteren Kiemendarmende auftretenden Epicardausstülpungen ursprünglich lediglich eine respiratorische gewesen sei, wie ja auch bei

*) Dabei wird allerdings vorausgesetzt, dass — wie Van Beneden und Julin wahrscheinlich aber mit Unrecht behaupten — das Stoloentoderm von dem Epicard der Larvenform aus entsteht.

Ciona in der That Wasser aus dem Kiemendarm in die Perivisceralhöhle übertritt. Die Bedeutung des Epicards als entodermbildendes Knospungsorgan sei erst eine secundäre: sie findet sich übrigens schon bei *Ciona* dadurch angedeutet, dass aus dem hinteren Theil der linken Perivisceralwand die in die Mantelgefässe übertretende Scheidewand entspringt, die dem Stoloentoderm zu vergleichen ist. Bei den knospenbildenden Ascidien verliert allmählich das Epicard seine respiratorische Bedeutung, und es kommt als Organ der ungeschlechtlichen Fortpflanzung füglich allein in Frage. Eine Uebergangs- und Zwischenform von der Perivisceralhöhle der *Ciona* zum Epicard der *Clavelina* repräsentire z. B. die Gattung *Rhopalaea*, bei der es übrigens nach Lahille (1890) immerhin noch ungewiss zu sein scheint, ob nicht vielleicht auch Knospenvermehrung vorkommt.

Im Gegensatz zu Damas hat sich Julin (1899) im Wesentlichen der Anschauungsweise Newstead's angeschlossen: denn so wie dieser fasst er die Perivisceralhöhle der *Ciona* als eine secundär modificirte, stark erweiterte Epicardbildung auf, wie sie bei *Clavelina* vorkommt. Die ursprüngliche Bedeutung der Epicardausstülpungen sieht er darin, dass ein Organ geschaffen erscheint, das bei der Bildung der Knospen eine wichtige Rolle spielt. Während sich bei *Ciona* dieses Knospungsorgan zur Perivisceralhöhle umgestaltet, schwindet es bei einer Reihe anderer Monascidien im ausgebildeten Thier allmählich vollkommen, um nur auf embryonalen Stadien noch mehr oder minder deutlich sichtbar zu sein (*Styelopsis grossularia*, *Lithonephria cuyranda*).

Dass die Perivisceralhöhle in der Form, wie sie sich bei *Ciona* findet, mit ihren so ausserordentlich reich gefalteten Wandungen und complicirten Septenbildungen eine durchaus ursprüngliche Bildung darstellen möchte, kann auch ich nicht annehmen. Es scheint vielmehr naturgemässer, von einer ähnlichen Epicardform auszugehen, wie sie sich etwa bei *Rhopalaea* findet, einer Bildung, die noch weniger umfangreich ist, und die, wenn die Oeffnungen in den Kiemendarm zeitlebens bestehen blieben, sehr wohl geeignet wäre, eine gewisse respiratorische Bedeutung zu erfüllen und frisches Athmungswasser in den hinteren Körperabschnitt, in die Nähe der Eingeweide zu führen. Es lässt sich sehr leicht verstehen, dass aus derartigen Epicardialsäcken allmählich die alle hinteren Eingeweide umhüllende Perivisceralhöhle entstanden ist, während bei *Botryllus* und vielen anderen, denen ein Epicard fehlt, die hinteren Peribranchialabschnitte den Verdauungstractus in einer ähnlichen Weise umgeben. Ob freilich gerade die Gattung *Rhopalaea* selbst als Stammform für die *Ciona* zu betrachten ist, erscheint, wie bereits oben (p. 568) angedeutet worden ist, ziemlich unsicher. Noch dunkel und ganz unaufgeklärt aber ist es, wie die epicardialen Fortsätze des Kiemendarms zu dem wichtigen Knospungsorgan werden konnten, aus dem nicht nur der Kiemendarm und der Verdauungstractus, sondern auch die Peribranchialräume und das Nervensystem weiterhin entstehen.

XI. Das Bindegewebe und die Muskulatur.

Ein wichtiger Unterschied der Organisation der Ascidien gegenüber dem Bau der Appendicularien besteht in der Ausbildung eines wohl entwickelten, reich differenzirten Mesenchymgewebes, das die umfangreiche primäre Leibeshöhle so ausfüllt, dass von dieser nur noch die Blutbahnen bestehen bleiben. Entwickelungsgeschichtlich stammen alle Mesodermzellen aus dem inneren der beiden primären Keimblätter ab, und die gleiche Herkunft besitzen die Blutzellen, die wir bereits als eine besondere Art Mesenchymzellen oben kennen gelernt haben, und die in den folgenden Kapiteln zu behandelnden Excretions- und Geschlechtszellen. Auf frühen Embryonalstadien ist bislang ein Unterschied zwischen den Mesenchymzellen, die im entwickelten Thier so verschiedene Organe und Gewebe bilden sollen, nicht nachgewiesen worden, und erst später erfolgt eine Differenzirung der an bestimmten Stellen liegenden Elemente nach dieser oder jener Richtung hin.

Die zahlreichen Mesenchymzellen, die weder in der Blutflüssigkeit frei beweglich bleiben, noch zur Bildung der Geschlechts- und Excretionsorgane aufgebraucht werden, differenziren sich nach zwei verschiedenen Richtungen hin. Einmal stellen sie eine die primäre Leibeshöhle erfüllende Bindegewebsmasse dar, in die alle inneren Organe eingebettet erscheinen, und zweitens werden sie zu Muskelfaserzellen, die zur Bildung in ganz bestimmten Richtungen verlaufender Muskelstränge und Muskellagen zusammentreten.

1. Das Bindegewebe.

Bei den Appendicularien fanden wir die primäre Leibeshöhle lediglich von einer zellenfreien Gallertmasse erfüllt, die zumeist eine bestimmte faserige Structur erkennen liess; bei den Ascidien treten ausnahmslos in dieser gallertartigen Füllmasse Zellen in mehr oder minder reicher Zahl auf, und damit erscheint ein typisches Bindegewebe gewonnen, das als ein echtes Füllgewebe die primäre Leibeshöhle mit Ausnahme der Blutbahnen durchsetzt und die inneren Organe in ihren Lagen festhält. In diesem Bindegewebe haben wir demnach zu unterscheiden erstlich die zelligen Elemente und zweitens die gallertartige Grund- oder Zwischensubstanz. Ueberdies treten bei mehreren Arten und Gattungen im Bindegewebe eigenartige Bildungen ähnlicher Art auf, wie sie auch im äusseren Cellulosemantel angetroffen werden, nämlich Spicula einer kalkhaltigen Substanz.

a. Die Bindegewebszellen.

Im Allgemeinen zeigen die in der primären Leibeshöhle liegenden Bindegewebszellen die gleichen Mannigfaltigkeiten im Bau und in der Gestalt, wie die Mantelzellen, und es erklärt sich diese Uebereinstimmung zur Genüge daraus, dass die im Cellulosemantel ruhenden Elemente

ausgewanderte Mesenchymzellen sind. Andererseits besteht zwischen bestimmten Bindegewebszellen und Blutzellen eine vollkommene Uebereinstimmung, bis auf den einen Unterschied, dass die letzteren frei in der Blutflüssigkeit flottiren, die ersteren aber in der Gallerte oder Zwischensubstanz stecken und in dieser höchstens amöboide Bewegungen ausführen können, wenn sie nicht vollständig unbeweglich geworden sind. Es ist oben (p. 554) schon betont worden, dass Blutzellen in Bindegewebszellen übergehen können, indem sie sich an den Sinuswandungen festsetzen, und dass häufig eine Entscheidung darüber, welcher Kategorie von Zellen ein bestimmtes Element zuzurechnen sei, sich nicht geben lässt, weil bereits fixirte Zellen in frei flottirende sich zurückverwandeln können.

Die Gestalt der Bindegewebszellen bietet sehr grosse Verschiedenheiten. So wie unter den Mantelzellen, sind auch hier die Elemente als die ursprünglichsten anzusehen, die keine ganz feste Gestalt besitzen, sondern amöboide Formveränderungen ausführen. Solche amöboide Mesenchymzellen sind es, die zum Theil das Ektoderm durchwandern und in den Cellulosemantel eintreten, während andere ihre Beweglichkeit verlieren und schliesslich zu bestimmt und unveränderlich geformten Bindegewebszellen werden. Unter diesen letzteren wird man im Allgemeinen vier verschiedene Formtypen unterscheiden dürfen. Doch handelt es sich hierbei nicht um ausnahmslos scharf voneinander abgegrenzte Zellarten, vielmehr sind sie alle durch Zwischenformen continuirlich miteinander verbunden, und auch ein und dieselbe Zelle kann zu verschiedenen Zeiten die eine oder die andere Gestalt darbieten.

Erstlich beobachtet man rundliche Zellen, wie sie besonders häufig unmittelbar nach erfolgter Zweitheilung angetroffen werden und zumeist auch in den Blutbahnen sich finden. Volle Kugelgestalt kommt nur selten vor, dagegen sind länglichrunde, eiähnliche Zellen häufig zu sehen. Am verbreitetsten sind die spindelförmigen und die sternförmigen Bindegewebszellen, die man in allen möglichen Gestalten oft sogar in einem Thiere nebeneinander findet. Die lang ausgezogenen Fortsätze der Spindel- und Sternzellen können stellenweise miteinander in Verbindung treten, so dass ein die Zwischensubstanz durchsetzendes feineres oder engeres protoplasmatisches Netz- und Gerüstwerk entsteht, in dessen Knotenpuncten die Hauptmassen der Zellkörper liegen. Eine vierte Gruppe endlich bilden die birnförmigen Zellen, deren stielartige Fortsätze oft weit in die Zwischensubstanz hineinreichen und mit feinen Enden sich in dieser allmählich verlieren. Oft dürfte diese Gestalt nur vorübergehend von solchen Zellen angenommen worden sein, die in spindel- oder sternförmige sich zu verwandeln im Begriffe stehen (vgl. über die verschiedenen Mesenchymzellen besonders die Abbildungen auf Tafel XXIII u. XXV).

So wie die Gestalt zeigt auch der feinere Bau der Bindegewebszellen erhebliche Verschiedenheiten. Die Zellkerne bieten keine Besonderheiten, die hier erwähnt werden müssten; ziemlich häufig sieht man sie

in Theilung begriffen. Auffallend sind dagegen die Unterschiede im Zellkörper. Am häufigsten erscheint dieser gleichartig, feiner oder gröber gekörnt, ohne besondere Einlagerungen. Oft aber fallen auch Einschlüsse aller Art auf, deren Bedeutung nicht immer leicht zu erkennen ist. Unter diesen bemerkt man nicht selten Vacuolen, die in einfacher oder mehrfacher Zahl und wechselnder Grösse auftreten. Diese Vacuolenzellen gleichen durchaus gewissen Mantelzellen, die wir bereits oben (p. 223) kennen gelernt haben, und die zum Theil als Jugendformen der Hohl- oder Blasenzellen aufzufassen sind. Vacuolisirte Mesenchymzellen kann man zuweilen auf der Wanderung in den Cellulosemantel hinein begriffen sehen (Textfig. 39, p. 222). Grosse typische Blasenzellen, wie sie z. B. im Mantel der *Phallusia* vorkommen, habe ich im Bindegewebe nicht bemerkt. Sehr häufig kommen Mesenchymzellen vor, die mit Reservestoffen beladen sind, und auch diese Elemente können in den Cellulosemantel auswandern. Die Herkunft der Reservestoffe ist eine ebenso verschiedene wie in den Mantelzellen (p. 226). In voll entwickelten alten Thieren dürften wohl in der Regel die vom embryonalen Dottermaterial des Eies abstammenden Reservekörner bereits verbraucht sein, und zum grössten Theil vielleicht auch die aus der Rückbildung des larvalen Ruderschwanzes und anderer Larvenorgane resultirenden Substanzen, die alle von Mesenchymzellen aufgenommen und in diesen aufgespeichert werden. Die phagocytäre Thätigkeit vieler Mesenchymzellen bleibt aber zeitlebens bestehen, und damit ist eine ständige Quelle gegeben, die für das Auftreten gewisser körniger Einschlüsse in den Zellen sorgt. Dazu kommt, dass nach Krukenberg's oben (p. 556 und 562) mitgetheilter Auffassung die Nährstoffe nicht in flüssiger Form im Blutplasma, sondern vornehmlich in den Zellen des Blutes abgelagert und von diesen auf die betreffenden Organe und Gewebe übertragen werden. Häufig enthalten die Mesenchymzellen Fettstoffe, deren Herkunft die gleiche sein dürfte wie in den Mantelzellen (s. oben p. 227).

So wie im Mantel und in den Blutbahnen finden sich auch im Bindegewebe Pigmentzellen vor. Sie gleichen, so weit ich sehe, durchaus denen des Blutes und sind nur selten im Farbenton von den pigmentirten Mantelzellen verschieden (*Ascidia fumigata*, p. 225). Wohl zu unterscheiden von den wahren Pigmentzellen sind die parasitären Algen, die so wie die verschiedensten anderen Gewebe auch das Bindegewebe, und zwar manchmal in sehr grosser Zahl (*Phallusia mammillata*), durchsetzen. Diese Zoochlorellen ruhen nicht nur in den Zellen, sondern auch in der Zwischensubstanz des Mesenchymgewebes.

Die Vertheilung und Anordnung der Bindegewebszellen ist durchaus nicht immer an allen Stellen in einem Thiere eine gleichmässige. Ohne dass sich eine allgemeiner gültige Gesetzmässigkeit erkennen liesse, sieht man da und dort im Bindegewebe die zelligen Elemente dichter nebeneinander gelagert oder in spärlicherer Zahl: zuweilen

erfüllt über kleinere Strecken hin nur eine gallertartige Substanz die primäre Leibeshöhle, ohne dass in ihr überhaupt Zellen sich fänden, während an anderen Stellen die Mesodermelemente zu grösseren Gruppen oder Haufen zusammentreten. Es lässt sich aus den Angaben der Autoren und den Abbildungen oft nicht entnehmen, ob diese Zellgruppen aus fixirten Bindegewebselementen sich zusammensetzen oder nur solche Ansammlungen von Blutzellen darstellen, die oben (p. 555) bereits erwähnt wurden.

Aufgefallen sind bereits mehrfach bei manchen Botrylliden seitlich vom Kiemendarm und zwar noch vor den Kiemenspalten gelegene paarige Zellhaufen. Bei *Polycyclus Jefreysi* scheinen die Zellen ziemlich stark pigmentirt zu sein (Herdman). Es gleichen diese Zellgruppen in hohem Masse bestimmten Gebilden der Pyrosomen, die allgemein als Leuchtorgane gedeutet werden; bei den Botrylliden scheinen sie aber allerdings eine ähnliche Bedeutung nicht zu besitzen.

Bei *Styela armata* beobachteten Lacaze-Duthiers und Delage (1892) im Bindegewebe der Leibeswand sehr merkwürdige, dieser Art eigenthümliche, rundliche Zellansammlungen, die einen Durchmesser von ungefähr 0,15 mm haben und durch eine dunkle Färbung schon dem unbewaffneten Auge auffallen. Die Organe liegen in besonderen Höhlungen der Leibeswand und bestehen aus einer centralen Partie, in der sich unschwer dicht gedrängte, braune Zellen mit ihren Kernen erkennen lassen, und einer peripheren Schicht, die wahrscheinlich aus degenerirten Zellen hervorgegangen ist und rundliche Körper von Kerngrösse und glänzende fettige Körner enthält. Die Verfasser glauben, dass jede solche Perlbildung von Zellen ausgegangen ist, die aus dem Ektodermepithel ausgewandert sind. Die Gebilde bedürfen wohl noch einer näheren Untersuchung.

In der Umgebung des Darmtractus ordnen sich häufig zahlreiche Mesenchymzellen zu einem platten Epithel an, das zuweilen als eine fast ganz geschlossene Schicht den Verdauungscanal, wenn auch wohl niemals vollständig, so doch oft über weite Strecken umhüllt und wie ein epitheliales Darmfaserblatt erscheint. Bei der Conservirung hebt sich dieses Endothel leicht vom Darm ab, so dass es von diesem durch grössere oder engere Zwischenräume getrennt wird. Doch finden sich auch in einiger Entfernung vom Intestinum frei in der Leibeshöhle hin und wieder Mesenchymzellen zu endothelialen Platten angeordnet. Sehr oft umhüllt ein solches Endothel die am Intestinum sich ausbreitenden Verzweigungen der darmumspinnenden Drüse (vgl. 2 u. 3, Tafel VIII).

b. Die Zwischensubstanz.

Während die gallertartige Substanz, die bei den Appendicularien die primäre Leibeshöhle erfüllt, von einem oder beiden primären Keimblättern ausgeschieden wird, dürfte die Zwischensubstanz im Binde-

gewebe der Ascidien ganz oder doch zum grössten Theil von den Mesenchymzellen aus gebildet werden. Sie hat daher, wie es in einem typischen Bindegewebe der Fall ist, durchaus den Werth und die Bedeutung einer Intercellularsubstanz.

Die Zwischensubstanz besitzt fast immer nur eine sehr geringe Consistenz. Häufig gleicht sie einer weichen, selten einer zäheren, resistenteren Gallerte. In sehr vielen Fällen ist sie an vielen Stellen fast nur dickflüssig, im landläufigen Sinne des Ausdrucks, zu nennen, und dann erscheinen auch die Blutbahnen nicht immer an allen Orten als scharf umwandete Röhren und Lacunen. Werden die Blutgefässe solcher Thiere unter starkem Druck injicirt, so sieht man, worauf bereits oben (p. 549) aufmerksam gemacht wurde, ihre Conturen immer mehr verschwimmen und ineinander fliessen, weil die Injectionsmasse nicht nur die Lumina der Gefässe erfüllt, sondern auch leicht in die Intercellularsubstanz des umgebenden Bindegewebes eindringt und diese färbt. Die Zwischensubstanz ist stets viel weicher als die Grundsubstanz des Cellulosemantels, und es ist mir nicht bekannt geworden, dass sie jemals, so wie diese, eine feste, fast knorpelartige Beschaffenheit annehmen könnte, wenngleich die eingelagerten Spicula dem gesammten Bindegewebe eine ziemlich ansehnliche Festigkeit verleihen können.

Die Structur der Zwischensubstanz zeigt mancherlei Verschiedenheiten. Vollkommen homogen und glasartig durchsichtig dürfte die Masse wohl kaum jemals erscheinen. Auch wenn sie zähflüssig ist, finden sich in ihr immer, mehr oder minder spärlich, feinere oder gröbere Körnchen und Fäserchen. Diese sind gewöhnlich in reicherer Zahl vorhanden, wenn die Grundsubstanz eine zähere, gelatinöse Masse darstellt. Wie echte Bindegewebsfibrillen zeigen die Fasern alle möglichen Unterschiede in ihrer Dicke, Länge, in ihrer Anordnung und im Verlauf. In zahlreichen Abbildungen, namentlich auf Taf. XXIII u. XXV, sind Bindegewebsfasern zu sehen. Dass hin und wieder die Fasern zahlreicher auftreten und sich dann gelegentlich durchflechten, kommt vor. So dicht verfilzte Fasermassen und abwechselnde Schichtenlagen, wie sie bei mehreren Formen im Cellulosemantel nachgewiesen worden sind, wurden aber bisher im Bindegewebe der primären Leibeshöhle nie beobachtet.

c. Die Spicula.

So wie in der Grundsubstanz des Cellulosemantels finden sich auch in der Zwischensubstanz des Bindegewebes verschieden geformte feste Einlagerungen: die Spicula. Bei der hohen Uebereinstimmung der Mantel- und Bindegewebszellen kann es nicht auffallend erscheinen, wenn auch die Mesenchymzellen in der Leibeshöhle Spicula bilden. Jedoch scheinen diese im Bindegewebe viel seltener vorzukommen als im Cellulosemantel, denn während überall da, wo Spicula im Mesenchym

liegen, auch Mantelspicula nachgewiesen wurden*), kennt man zahlreiche Arten, bei denen nur diese letzteren, nicht aber Bindegewebsspicula beobachtet wurden. Doch dürften diese häufig übersehen oder auch in den Beschreibungen stillschweigend übergangen worden sein. So habe ich z. B. bei *Didemnum*- und *Leptoclinum*-Arten kleine Spicula im Bindegewebe gesehen; da die Beobachtung aber an vor längerer Zeit ausgeführten Schnittserien gemacht wurde, bin ich nicht gewiss, ob es sich nicht vielleicht um kalkige Einlagerungen handelte, die beim Schneiden durch den Zug des Messers aus dem Mantel in das Bindegewebe hinübergeführt worden waren.

An Mannigfaltigkeit der Gestalt stehen die Bindegewebsspicula hinter denen des Cellulosemantels weit zurück. Von den oben (p. 231 fg.) beschriebenen Typen fehlen z. B. bisher die scheiben- und hantelförmigen; und auch die sternförmigen Einlagerungen sind stets ziemlich einfach gestaltet und zeigen nicht den Formenreichthum der Mantelspicula.

Im einfachsten Fall sind die Spicula winzige cylindrische oder spindelförmige Kalkstäbchen, die namentlich in der Leibeswand in grösserer Zahl angesammelt erscheinen (bei mehreren *Culcolus* neben complicirteren Spiculis gelegen). Für *Polycarpa minuta* zeichnet sie Herdman (1882) selbst bei starker Vergrösserung ($^{950}/_{1}$) ganz glatt und homogen, erwähnt aber allerdings im Text, dass sie den Mantelspiculis der *Rhabdocynthia complanata*, die als kratzborstenförmig beschrieben und abgebildet werden, ähnlich seien. Solchen borstenwurmähnlichen Spiculis, wie sie sehr häufig im Cellulosemantel vorkommen, begegnet man auch im Bindegewebe. Die Stäbchen können geradegestreckt oder auch mehr oder minder stark gekrümmt sein; sie sind entweder an allen Stellen gleich dick und nur an beiden Enden etwas zugespitzt (*Microcosmus Julinii*, Textfig. 129 *a* u. *b*), oder an einem Ende keulenförmig verdickt (*Rhabdocynthia complanata*, Textfig. 129 *c*). Die Borsten und Stacheln, die den Stab besetzen, stehen wohl nur selten vollkommen regellos, zumeist lassen sich mehr oder minder scharf voneinander abgegrenzte Querringe unterscheiden, in denen sie angeordnet sind (Textfig. 129 *a*—*e*).

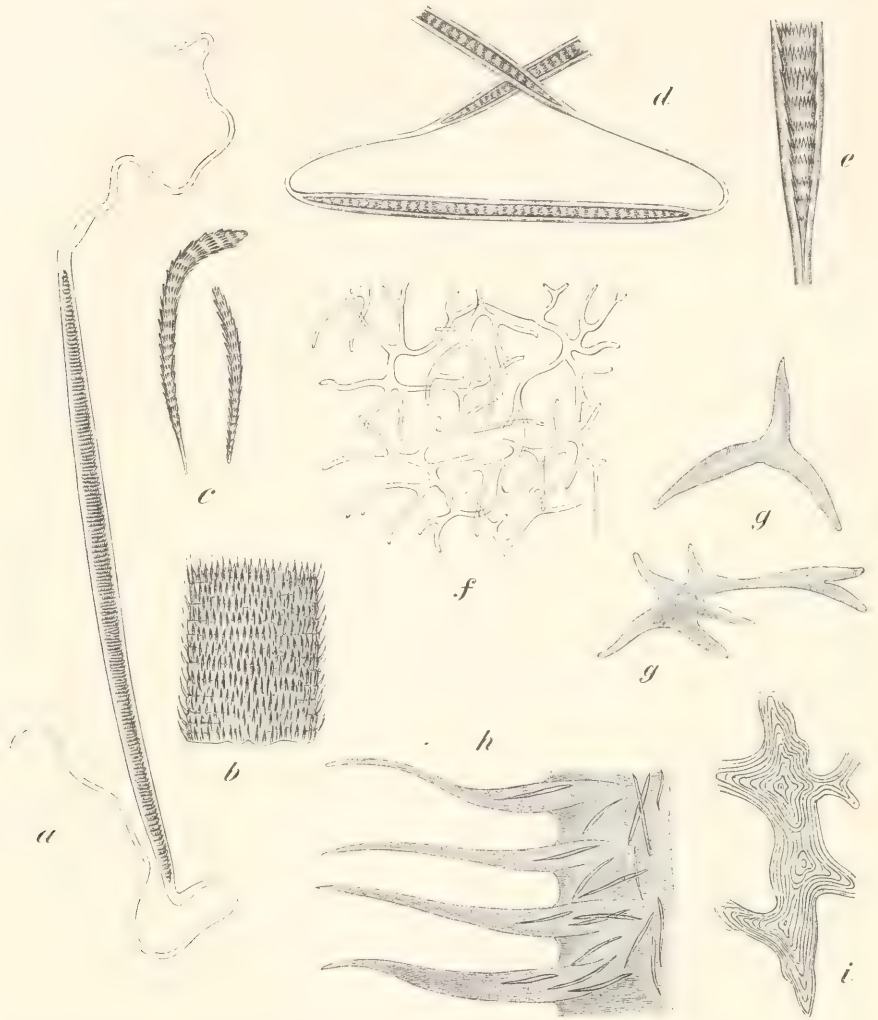
Sehr merkwürdig und noch nicht befriedigend aufgeklärt ist das Verhalten dieser langen stabförmigen Spicula zum umgebenden Bindegewebe. Vielfach liegen nämlich die Spicula nicht frei in der Zwischensubstanz des Bindegewebes, sondern sie erscheinen von besonderen Bindegewebsscheiden umhüllt, die häufig als lange Röhren in Bogen- oder

*) Mir ist als Ausnahme nur *Bathyoncus discoideus* bekannt, bei dem Herdman (1886) in den Kiemen sehr zarte Spicula in geringer Zahl antraf, während er sie im Cellulosemantel nicht bemerkt zu haben scheint und daher nicht erwähnt. Den beiden nächst verwandten Formen *B. mirabilis* und *B. minutus* scheinen die Spicula vollkommen zu fehlen.

Zickzacklinien hinziehen und zwei oder auch mehrere hintereinander gelegene Spicula einschliessen (Textfig. 129 *a*, *d*, *e*).

Einen zweiten Typus repräsentiren die verzweigten Bindegewebsspicula. Im einfachsten Fall beobachtet man nur mehr oder

Fig. 129.



Verschiedene Spicula aus dem Bindegewebe. *a* = Von *Microcosmus Julinii*. $^{85}/_{1}$. *b* = Stärker vergrösserter Theil. $^{450}/_{1}$. *c* = Zwei Spicula aus dem Bindegewebe der Kieme von *Rhabdocynthia complanata*. $^{330}/_{1}$. *d* = Spicula aus der Leibeswand von derselben Species. $^{330}/_{1}$. *e* = Endstück eines Spiculums, stärker vergrössert. $^{750}/_{1}$. *f* = Spicula aus der Leibeswand von *Culeolus Murrayi*. $^{50}/_{1}$. *g* = Zwei Spicula aus der Leibeswand von *Rhabdocynthia sacciformis*. $^{275}/_{1}$. *h* = Von Spiculis durchsetzte Dorsalfalte der *Rhabdocynthia pallida*. $^{50}/_{1}$. *i* = Stück aus einem verzweigten Spiculum von *Culeolus Murrayi*. $^{750}/_{1}$.

Fig. *a*, *b*, *g* nach Drasche, die anderen nach Herdman.

minder unregelmässige Dreistrahler, oder es treten zahlreichere Fortsätze auf, die sich zum Theil an ihren Enden gabelig spalten können (*Rhabdocynthia sacciformis*, Textfig. 129 *g*). Bei fast allen Arten der Gattung *Culeolus* finden sich neben einfacher gestalteten, oft nur einfach spindelförmigen Spiculis andere, die ansehnlich lange, oft mehrfach gegabelte oder verzweigte Fortsätze besitzen.

Wenn zahlreichere Aeste auftreten, liegen sie meist nicht mehr alle in einer Ebene; aber auch bei einfacheren Verzweigungen ist das oft ebenfalls der Fall (Textfig. 129 *f*). Bemerkenswerth sind die Angaben Herdman's über die feinere Textur dieser verzweigten Spicula. Häufig lässt sich nämlich eine unregelmässige, concentrische Schichtung um Mittelpuncte beobachten, die dort liegen, wo Verzweigungen auftreten (Textfig. 129 *i*). Ueberdies soll aber die Axe vieler, vielleicht aller Spicula hohl sein, und dieser Canal, der sich in die einzelnen Nebenäste fortsetzt, fülle sich, wenn die Kalkstäbe brechen, mit Luft oder Flüssigkeit (Herdman).

Die Formen der in einem Thier vorkommenden Bindegewebsspicula sind oft erheblich verschieden. Da, wo reich verzweigte Kalkbildungen angetroffen werden, fehlen auch nicht einfacher gegabelte und selbst einfach spindelförmige, denn diese letzteren sind als jüngere Stadien der ersteren aufzufassen und dürften während der ganzen Lebenszeit des Thieres vereinzelt immerfort sich bilden (*Culeolus Murrayi*). Zuweilen treten neben den oben beschriebenen gerade und lang gestreckten, borstenwurmähnlichen Spiculis, die in besonderen Bindegewebsscheiden sitzen, kleinere, gekrümmte, mitunter keulenförmig verdickte auf, die frei in der Intercellularsubstanz ruhen. Bei *Rhabdocynthia complanata* kommt die erstere Form vornehmlich in der Leibeswand, die letztere in den Kiemen vor (Textfig. 129 *c* u. *d*). Auch bei *Boltenia pachydermatina* sitzen in der Leibeswand geradegestreckte oder gebogene spindelförmige Spicula, in der Kieme zumeist verzweigte, wie sie gewöhnlich bei *Culeolus* vorkommen.

Auch mit den Spiculis des Cellulosemantels stimmen die im Bindegewebe nicht immer überein, wenn das auch zumeist der Fall ist. Recht auffallend ist der Unterschied bei *Microcosmus Julinii*. Im Bindegewebe liegen innerhalb der Scheiden die langen, an beiden Enden zugespitzten, bestachelten Stäbe (Textfig. 129 *a* u. *b*), im Cellulosemantel dagegen die an einem Ende geknöpften, wie es scheint stets kürzeren, aber dickeren (Fig. 13, Taf. XIV). Ebenso kommen bei *Cynthia* (*Rhabdocynthia*) *cataphracta* nach Herdman (1899) sehr verschieden geformte Kalkbildungen vor, denn im Mantel sind sie kugelig oder sternförmig, im Bindegewebe des Egestionssiphos spindelförmig oder unregelmässig dreistrahlig. Bei *Boltenia pachydermatina* fanden Drasche im Cellulosemantel hantelförmige Spicula (Fig. 8, Taf. XIV), Herdman im Bindegewebe spindelförmige und verzweigte.

Ueber die Grösse der Spicula findet man bei den Autoren nur sehr wenige positive Angaben. Doch lassen sich wenigstens annäherungsweise Zahlen aus den Abbildungen berechnen. Für *Culeolus Murrayi*, der besonders grosse Spicula besitzt, giebt Herdman 0,5 mm als grösste Länge an, während sich aus seinen Abbildungen (Textfig. 129 *f*) eine etwas bedeutendere Dimension ergeben würde. Bei *Microcosmus Julinii* scheinen einzelne Spicula fast 1 mm lang zu werden. Zumeist beträgt die Grösse etwa 0,1 mm oder noch etwas weniger; für *Polycarpa minuta* ergiebt sich aus Herdman's Zeichnung die geringe Länge von nur 3 μ. Da in einem Thiere zumeist alle Entwickelungsstadien der Spicula nebeneinander vorkommen, liegen dicht neben den ganz grossen Stäben auch winzig kleine.

Die Spicula sitzen überall im Bindegewebe; besonders häufig in der Leibeswand, neben dem Endostyl und in und an den grossen Blutbahnen des Kiemendarms. Wie oben angedeutet wurde, unterscheiden sich zuweilen die an den verschiedenen Stellen in der primären Leibeshöhle vorkommenden Kalkeinlagerungen in ihrer Gestalt ziemlich erheblich voneinander. An manchen Stellen liegen sie so dicht nebeneinander, dass sie dem sonst äusserst weichen Bindegewebe eine bedeutende Festigkeit verleihen und namentlich die Blutbahnen stützen und klaffend erhalten.

Der Chemismus der Bindegewebsspicula ist bisher eingehender nicht untersucht worden. Uebereinstimmend lauten die Angaben nur dahin, dass die Substanz eine kalkige sei. Herdman nennt sie bei *Culeolus Murrayi* direct: kohlensauren Kalk. So wie in den Mantelspiculis dürfte auch hier noch eine organische Grundsubstanz vorhanden sein, denn schwerlich werden diese Gebilde nur einfache krystallinische Körper einer kalkigen Substanz darstellen.

Die systematische Bedeutung der Spicula wird nach diesen mitgetheilten Thatsachen nicht gerade hoch anzuschlagen sein. Mit Recht ist auf Grund des Vorhandenseins oder Fehlens der Spicula vielleicht nur die Gattung *Rhabdocynthia* von *Cynthia* abgetrennt worden. Zuerst hat Lahille (1887) die mit Bindegewebsspiculis in den Kiemen ausgestatteten *Cynthia* als eine neue Gattung *Herdmania* zusammengefasst, ohne allerdings eine weitere, genauere Diagnose zu geben. Erst Herdman (1891) hat wohl die gleiche Cynthiengruppe unter dem Namen *Rhabdocynthia*, der gegenwärtig allgemein üblich ist, schärfer definirt und unter namentlicher Anführung aller zu ihr gehörenden Arten im System zwischen *Microcosmus* und *Cynthia* eingeordnet. Auch die Gattung *Diplosomoides* hat Herdman (1886) wohl nur auf das eine Merkmal hin von *Diplosoma* abgetrennt, dass im Cellulosemantel Spicula auftreten, die letzterem fehlen. Ganz neuerdings hat Van Name (1902) die neue Gattung *Echinoclinum* aufgestellt, die, so viel ich sehe, sich nur durch eigenartige, tetraëderförmige Spicula von *Diplosomoides* unterscheidet. Ob dieses Verfahren gerechtfertigt ist, scheint mir sehr fraglich. Vergleicht man, was ich oben über die Verschiedenheit der Spicula im Binde-

gewebe und früher (p. 233) über die im Cellulosemantel erwähnt habe, so wird man im Allgemeinen der Aufstellung einer neuen Gattung lediglich auf Besonderheiten der Spicula hin sich zurückhaltend zu zeigen geneigt sein müssen. Nicht nur, dass sehr verschiedene Kalkbildungen in einem Thiere nebeneinander vorkommen, so finden sich auch bei verschiedenen Species einer Gattung sehr abweichend geformte Spicula, oder diese Bildungen kommen bei den einen Arten vor, bei anderen aber nicht. Ausser der oben (p. 581) in der Fussnote erwähnten Gattung *Bathyoncus* sei hier auch noch daran erinnert, dass z. B. in der Gattung *Culcolus* fast stets Bindegewebsspicula vorkommen, dass aber bei *C. perlucidus* nach ihnen bisher vergeblich gesucht worden ist (Herdman).

2. Die Muskulatur.

Abgesehen vom Myocard und gewissen zarten Fasern in den Ausführungsgängen der Geschlechtsorgane, entstehen alle contractilen Elemente im Ascidienkörper aus Mesenchymzellen, die entweder zeitlebens einzeln und isolirt bleiben, oder, wie es fast immer der Fall ist, in verschiedener Weise zu Gruppen zusammentreten, um umfangreichere Muskelbündel hervorgehen zu lassen. Dass die zu Muskelzellen werdenden Mesenchymelemente sich jemals zu einer deutlichen epithelialen Schicht anordnen, ist nicht beobachtet worden, vielmehr geschieht die Gruppirung in der Regel so, dass die Zellen zu strangartigen Gebilden zusammentreten, indem sie entweder fadenartig einzeln hintereinander liegen, oder in grösserer Zahl auch nebeneinander vorkommen, so dass dickere Stränge entstehen, die gewöhnlich gleichzeitig auch eine bedeutendere Länge besitzen und aus vielen hintereinander gelegenen Muskelzellen sich aufbauen. Häufig sind die Muskelzüge an einem Ende mehrfach gabelig gespalten (Fig. 1, Taf. XXV), zuweilen so reich, dass sie pinselförmig in feine Fäserchen auslaufen.

Zuweilen lässt sich das Muskelgewebe an einer besonderen Färbung erkennen. Die grossen Muskelzüge können jederzeit auch mit dem unbewaffneten Auge von anderen Geweben unterschieden werden, nicht nur durch das faserige Gefüge, sondern auch durch den dunkleren Farbenton und die Art der Lichtbrechung. Auch im conservirten Thier fallen manchmal die gesammte Muskulatur oder auch bestimmte Muskelgruppen durch eine eigenartige Färbung auf. So erwähnt z. B. Drasche, dass die Leibesmuskeln des *Chelyosoma productum*, die am Deckelapparat sich ausbreiten, braun gefärbt sind, und Herdman nennt die Muskelbänder der *Ecteinascidia* (*Rhopalopsis*) *fusca* dunkel, rothbraun.

Die Kenntniss des histologischen Baus der Muskulatur haben Van Beneden und Julin (1886) dadurch wesentlich gefördert, dass es ihnen gelang, die Muskelkerne, die die früheren Autoren nur im embryonalen Muskelgewebe aufgefunden, im ausgebildeten Thier aber übersehen hatten, überall nachzuweisen. Wird die Muskelfaser nur durch

eine Zellreihe gebildet, so erkennt man leicht, dass den contractilen Fasern seitlich die Muskelzellkerne anliegen, in der Regel nur von einer zarten Sarcoplasmahülle umgeben (Fig. 1, Taf. XXV). Zumeist erscheinen die Kerne in der Längsrichtung der Fibrillen mehr oder minder gestreckt (Fig. 6, Taf. XXV). Ist das Muskelbündel stärker und aus mehreren nebeneinander liegenden Zellreihen zusammengesetzt, so sind die Kerne zwischen den contractilen Fasern nicht immer ganz leicht wahrzunehmen, wenigstens nicht in den Totalpräparaten; feine Schnitte lassen aber über ihre Anwesenheit keinen Zweifel bestehen (Fig. 2—5, Taf. XXV). Die Querschnitte erweisen, dass jede Muskelfaser aus einer grösseren oder geringeren Zahl annähernd parallel verlaufenden Fibrillen besteht; diese liegen vornehmlich peripher und können noch von einer besonderen Bindegewebshülle umgeben sein. Die Kerne liegen dagegen meist central an der Innenseite der Fibrillen, zuweilen freilich auch zwischen diesen, und häufig trifft man in stärkeren Fasern ihrer zwei auf einem Schnitt nebeneinander.

Die feinere Structur der Fibrillen wäre einer eingehenderen Untersuchung werth. Neben glatt und homogen erscheinenden Fibrillen lassen sich mehr oder minder deutlich quergestreifte unterscheiden (Fig. 1, Taf. XXV), doch scheinen beide Arten Muskelfasern in Bezug auf ihre physiologische Leistung sich ganz gleichartig zu verhalten.

Muskelzellen können an allen Körperstellen, an denen überhaupt Mesenchymelemente vorkommen, zur Ausbildung gelangen, und in Uebereinstimmung mit der verschiedenen Lage der Muskelstränge wechselt deren physiologische Bedeutung. Am wichtigsten vielleicht sind die gewöhnlich in sehr reicher Zahl in der Leibeswandung, zwischen dem ektodermalen Hautepithel und der äusseren Peribranchialwand auftretenden Muskeln, die gelegentlich einen ziemlich vollständig geschlossenen Hautmuskelschlauch darstellen können. An den beiden Körperöffnungen erscheinen die Muskeln der Leibeswand stets in eigenartiger Weise umgestaltet und in charakteristischer Art angeordnet. Häufig finden sich ferner Muskelzüge am Kiemendarm zwischen den beiden die Kiemen bildenden Epithelien. Von den anderen inneren Organen sind gelegentlich bestimmte Abschnitte der Geschlechtsorgane und des Enddarms mit einem Muskelbelag versehen. Sehr verbreitet endlich sind Muskelzellen in den Gefässen des Cellulosemantels und in den diesen homologen Gebilden sowie an den grossen vom Herzen ausgehenden Hauptgefässstämmen bei den grösseren Ascidienformen. Zuweilen finden sich frei im Cellulosemantel liegende Muskeln.

a. Die Muskulatur der Leibeswand besteht im einfachsten Fall fast nur aus einer spärlichen Zahl Längsmuskelstränge, die zumeist nahezu durch die ganze Länge des Thieres hindurchziehen und durch weitere oder engere Zwischenräume voneinander getrennt sind. Die Ring- und Querfasern sind dann, insofern sie nicht gänzlich fehlen, stets äusserst zart und in sehr geringer Zahl vorhanden. So ist es z. B.

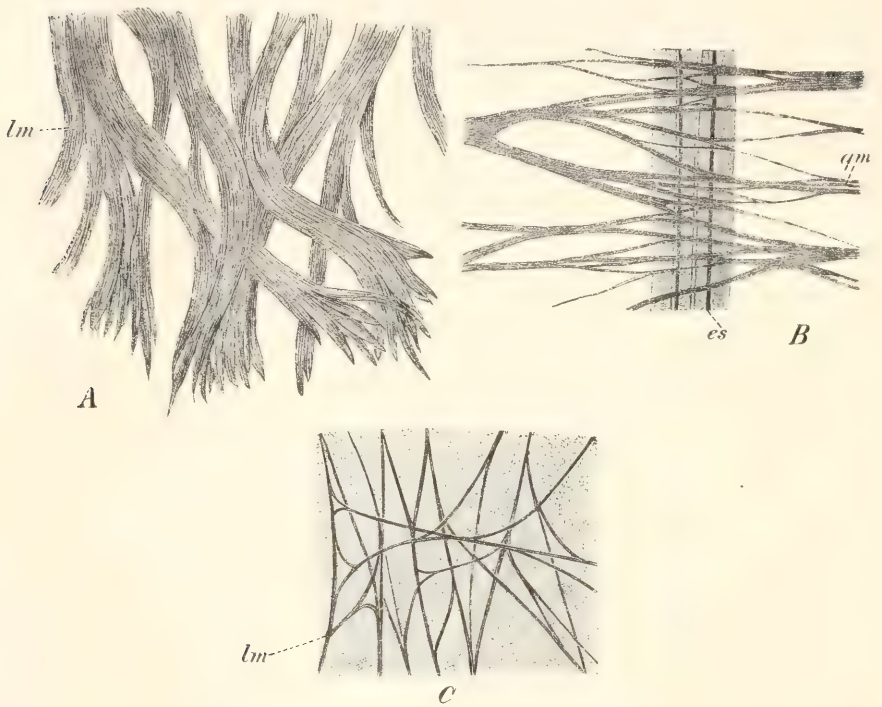
bei den meisten Arten der Gattung *Amaroucium*, *Psammaplidium* und anderen der Fall. Zuweilen sind allerdings alle Längsfasern nur kurz und dünn und auf die vordere Körperregion beschränkt, wie es z. B. bei *Perophora* vorkommt (vgl. Textfig. 18, p. 158). Bei *Clavelina* sind die Längsmuskeln ansehnlich lang und reichen vom vorderen Körperende bis hinter das Ende der Darmschlinge hinaus. Bemerkenswerth ist es, dass die Muskelstränge nach hinten zu immer mehr einander sich nähern und füglich alle jederseits an einer oder zwei eng begrenzten Stellen zusammenstossen, um am ektodermalen Hautepithel, das hier knopfförmig in den Cellulosemantel vorspringt, sich zu inseriren.*) Am Vorderende spalten sich die einzelnen Längsmuskelstränge mehrfach in feinere, zumeist divergirend verlaufende Fasern, die in der Region der beiden Körperöffnungen endigen. Auch bei *Heterotrema* kommen nur Längsmuskeln in der Leibeswand vor. Im vorderen Leibesabschnitt, im Bereiche des Kiemenkorbs, finden sich 20 bis 30 Längsmuskelstränge, deren jeder aus 2 bis 6 glatten Muskelfasern besteht. Nach hinten zu convergiren die Muskelzüge und setzen sich, wenn auch vielleicht nicht alle, so doch der grösste Theil, in zwei breite seitliche Muskelbänder fort, die bis an das hinterste Körperende reichen. An einzelnen Stellen zweigt sich vorn eine feine Muskelfaser von dem einen oder anderen Längsmuskelstrang ab, um sich dem benachbarten zu verbinden: es ist der Beginn zu einer netzförmigen Anordnung der Leibeswandmuskulatur, wie wir sie weiter unten für einige Ascidien in typischer Vollkommenheit kennen lernen werden.

In manchen Fällen ist es umgekehrt die transversale oder Ring-Muskulatur, die so in den Vordergrund tritt, dass ihr gegenüber die Längsfaserzüge kaum in Betracht kommen. Das kommt z. B. bei den meisten Arten der Gattung *Colella* vor: doch nehmen hier auch häufig, und zwar besonders im vorderen Körperabschnitt, die ursprünglichen Quermuskeln einen schrägen und unregelmässigen Verlauf. Bei *Colella Thomsoni* scheinen insofern individuelle Unterschiede aufzutreten, als — wenigstens im Bereiche des Thorax — manchen Thieren die bei anderen nur spärlich vorhandenen Längsmuskelzüge gänzlich fehlen (Herdman).

*) An den Insertionsstellen zeigt sich häufig das Ektodermepithel auch in einer anderen Beziehung verändert. Die Zellen werden ansehnlich hoch, fast kolbenförmig und ragen mit den verdickten, die Kerne tragenden Enden weit in den Cellulosemantel hinein. Die äusseren Zellenden sind voneinander durch die Cellulosemantelsubstanz getrennt, und nur die inneren stossen zusammen und bilden eine protoplasmatische Platte, in der die Zellgrenzen in der Regel sich nicht mehr nachweisen lassen (*Fragaroides aurantiacum*). Bei *Chelyosoma productum* erhebt sich das Ektoderm an den betreffenden Stellen in zahlreichen langen, soliden Papillen in den Cellulosemantel hinein, und gleichzeitig schreitet die Dissociation der Zellen weiter vor. Die einzelnen Elemente sind nur an der Basis locker miteinander verbunden und sitzen dem stielförmigen Centraltheil der Papille in einer ähnlichen Weise auf, wie etwa die einzelnen Beeren einer Traube dem Traubenstiel.

Sowohl ursprüngliche Quer- als Längsmuskelstränge können eine mehr oder minder ausgeprägte schräge Verlaufsrichtung annehmen, und, indem sie sich mehrfach spalten und durch feinere oder gröbere Neben- und Querfasern miteinander verbinden, entsteht ein unregelmässiges Netz- oder Balkenwerk der Leibesmuskulatur. Häufig lässt sich noch erkennen, in wie weit die Muskelnetze auf Quer- oder Längsfaserstränge zurückzuführen sind. Zuweilen genügt schon zur Entscheidung dieser Frage die Beobachtung des Verlaufs der Fasern in

Fig. 130.



Verschiedene Formen Muskelnetze aus der Leibeswand von Ascidien. (Nach Herdman). *A* von *Corella japonica*. $^{50}/_{1}$. *B* von *Colella Thomsoni*. $^{115}/_{1}$. *C* von *Colella Quoyi*. $^{230}/_{1}$. *es* = Endostyl. *lm* = Umgebildete Längsmuskelstränge. *qm* = Quermuskelstränge, netzförmig aufgelöst.

einiger Entfernung vom Muskelnetz; so erkennt man z. B. leicht, dass sich bei *Colella Thomsoni* Querfaserstränge in ein Netzwerk auflösen (Textfig. 130 *B*). Bei *Corella japonica* (Textfig. 130 *A*), *Psammaplidium effrenatum* scheinen es vorwiegend Längsstränge zu sein, während bei *Tylobranchion*, *Colella Quoyi* (Textfig. 130 *C*) Längs- und Querfasern sich zur Bildung eines Netzwerkes vereinigen.

Zuweilen aber lässt sich lediglich aus der Untersuchung des Faserverlaufs eines Individuums kein sicherer Schluss darauf ziehen, ob die unregelmässigen Muskelzüge von Quer- oder Längsfasern herzuleiten sind,

und in solchen Fällen kann dann nur die Vergleichung mit den nächst verwandten Species eine Entscheidung bringen. So wird man denn z. B., wo bei manchen *Psammaplidium* und *Colella* eine solche Unsicherheit besteht, daraus, dass in der ersteren Gattung Längsmuskeln, in der letzteren Quermuskeln vorherrschen, mit einiger Wahrscheinlichkeit schliessen dürfen, dass auch solche Fasern, deren Verlauf zweifelhaft ist, in jenem Sinne zu deuten sind.

Nicht selten unterscheiden sich der vordere und hintere Körperabschnitt ziemlich auffallend durch die Art des Auftretens und der Vertheilung der Quer-, Längs- und Netzmuskeln. Oft findet man vorn, im Bereich des Kiemendarms, fast ausschliesslich quer oder unregelmässig und netzförmig angeordnete Muskelstränge, während im hinteren Leibesabschnitt regelmässige Längsfasern hinziehen (*Tylobranchion*, *Psammaplidium rude*, *Ps. ovatum*).

Namentlich bei den grösseren Monascidien, aber auch bei kleinen Synascidien (*Aplidium crassum*) nimmt die Zahl der Muskelstränge so bedeutend zu, dass in der Leibeswand ein continuirlicher Hautmuskelschlauch entsteht. In einem solchen finden sich, soweit ich sehe, stets Längs- und Quer- resp. Ringmuskeln nebeneinander vor, und zwar liegen die gleichartigen Fasern zumeist, vielleicht immer, in einer besonderen äusseren oder inneren Schicht angeordnet. Der Hautmuskelschlauch erweist sich damit als zweischichtig.

Eine deutlich zweischichtige Anordnung des Hautmuskelschlauchs findet sich aber auch da, wo weder die Längs-, noch die Quermuskeln eine vollständig geschlossene Muskelplatte darstellen, sondern wo noch beide aus einzelnen, näher oder entfernter liegenden Faserbündeln bestehen, die sich dann kreuzen. Bei allmählicher Zunahme der gleichgerichteten Muskelzüge stellt sich der Uebergang zu vollkommen geschlossenen Muskelschichten als ein ganz continuirlicher dar, so dass ein principieller wesentlicher Gegensatz zwischen beiden Formen des Hautmuskelschlauchs nicht besteht.

Bei *Ciona*, bei der noch keine lückenlosen Muskelschläuche, sondern nur breite Faserzüge vorkommen, verlaufen die Längsmuskelzüge auswärts von den Ringmuskeln (Textfig. 22, p. 166), und ähnlich verhalten sich viele andere *Ascidia*, *Phallusia* etc. (Textfiguren 106, p. 435; 118, p. 490), wenngleich an mehreren Stellen dieses regelmässige Verhalten mehr oder minder erheblich dadurch gestört sein kann, dass auch Quermuskelzüge zwischen und auswärts von den Längsmuskeln auftreten (vgl. Textfigur 75, p. 358).

Auch bei vielen Cynthien und Styelinen begegnet man einem zweischichtigen Muskelschlauch. Bei *Dendrodoa* (*D. lineata*) finden sich noch, so wie bei *Ciona*, einzelne getrennte Muskelzüge. Sie verlaufen aber in anderer Weise, denn die zahlreichen Längsfaserbündel liegen innen, und „aussen bildet die Ringmuskulatur bandartige Faserzüge, die in ihrer reifenartigen Anordnung an die Ringmuskeln der Salpen erinnern“

(Hartmeyer). Die gleiche Lagebeziehung der beiden Muskelschichten fand ich bei *Cynthia papillosa*, bei der allerdings, wie bei den meisten grossen Cynthien, bereits vollständig geschlossene Muskelschichten vorkommen: die Ringfaserschicht liegt aussen, die Längsmuskeln innen (Textfig. 72, p. 347). Herdman (1882) erwähnt freilich, dass normaler Weise bei den meisten Cynthien die Längsmuskelschicht die äussere, die circuläre die innere sei. Vielleicht erklärt sich dieser Gegensatz daraus, dass bei einigen grösseren *Cynthia* stellenweise eine dreischichtige Muscularis auftritt, indem einige äussere Längsmuskelzüge über den Ringmuskeln hinwegziehen.

Es ist oben erwähnt worden, dass durch das Auftreten von Transversalmuskeln zwischen der äusseren Längsfaserschicht der zweischichtige Bau des Hautmuskelschlauchs gestört werden kann. Treten aber die neuen Ringmuskeln mehr regelmässig auswärts von den Längsmuskeln auf, so entsteht eine mehr oder minder deutlich ausgeprägte dreischichtige muskulöse Leibeswand, und das gleiche ist der Fall, wenn an der Innenseite der Ringfasern noch ein besonderer Belag von Längsmuskeln zur Entwickelung gelangt (vgl. Fig. 7, Taf. XV). Eine solche dreischichtige Leibesmuskulatur hat sich in verschiedenen Ascidiengruppen mehrmals selbstständig aus einer zweischichtigen phylogenetisch hervorgebildet. Anfänge zur Ausbildung einer dreischichtigen Leibesmuskulatur fanden wir bereits bei *Phallusia* und *Ciona*, und bei manchen Ascidien kommt an gewissen Stellen ein ähnliches Verhalten vor, ohne dass aber wohl jemals die Dreischichtigkeit über weitere Strecken oder gar über den ganzen Hautmuskelschlauch sich ausbreiten möchte. Unter den Cynthideen dagegen erscheint das letztere Verhalten bei einigen Arten erreicht worden zu sein, und wir finden innerhalb dieser Familie den Hautmuskelschlauch auf sehr verschieden hohen Ausbildungsstufen stehen. Bei mehreren Boltenüinen sind die beiden typischen Muskellagen nur so spärlich und unvollständig entwickelt, dass der Hautmuskelschlauch aus einzelnen annähernd senkrecht sich kreuzenden Faserzügen besteht, während bei manchen Styelinen (*Polycarpa varians*, *Styela canopus*) eine ziemlich vollkommen dreischichtige Leibesmuskulatur entwickelt ist, die aus einer äusseren und inneren Längsfaserschicht und einer mittleren Ringmuskelschicht besteht (Herdman). Andere Arten der Gattungen *Styela* und *Polycarpa* besitzen nur eine zweischichtige Muskulatur der Leibeswand, die bei den einen äusserst dünn und zart, bei den anderen beträchtlich stärker ausgebildet sein kann, so dass also in beiden Gattungen sich ganz continuirliche Entwickelungsreihen feststellen lassen.

Auffallender als die oben erwähnten Verschiedenheiten der Leibesmuskulatur am vorderen und hinteren Körperabschnitt sind Ungleichheiten, die rechts und links oder dorsal und ventral auftreten. So ist z. B. bei *Cynthia discrepans* Sluiter nur die Ringmuskelschicht im ganzen Umfang des Thieres vollständig, während die Längsmuskellage auf der Ventralseite eine Unterbrechung erfährt und hier gleichzeitig die Ring-

faserschicht verdickt ist. Bei *Microcosmus Helleri* ist der Hautmuskelschlauch ventral nur membranartig dünn, bei *Colella pedunculata* erscheint er dagegen gerade ventral am stärksten ausgebildet. Auch auf der Dorsalseite kann der Hautmuskelschlauch bei manchen Arten durch gewisse Besonderheiten ausgezeichnet sein. So ist er z. B. bei *Molgula gigantea* hier und auch auf der Ventralseite besonders dick.

Unterschiede im Verhalten des Hautmuskelschlauchs auf der rechten und linken Seite führen, wenn sie bedeutender sind, zu stark ausgeprägten Asymmetrien, die von älteren Beobachtern schon leicht bemerkt wurden. Herdman (1882) glaubt, dass eine asymmetrische Ausbildung der Leibesmuskulatur der ganzen Familie der Ascidiiden als typisch eigenthümlich sei. Obwohl die Muskelwand in der Regel an allen Körperstellen zart ist, sei doch leicht festzustellen, dass sie auf der rechten Seite zumeist beträchtlich stärker erscheint als auf der linken, besonders im Bereich der Region, in welcher der Verdauungstractus sich ausdehnt: hier sieht man sie oft membranartig dünn (*Ascidia virginea*). Bei *Abyssascidia Wyvillii*, deren Verdauungstractus rechtsseitig liegt, sind die Muskelzüge in der Leibeswand besonders links und dorsal entwickelt, während bei *Abyssascidia rasculosa* (= *Herdmania* oder *Bathyascidia* Hartmeyer) entsprechend der linksseitigen Lagerung des Darms die netzförmige Leibesmuskulatur nur rechts von Bedeutung ist. Bei *Chelyosoma productum*, bei der die Lage der Eingeweide individuelle Verschiedenheiten zeigt und bald mehr nach rechts, bald nach links hin verschoben erscheint, ist die Muskulatur der Leibeswand stets links bedeutend stärker entwickelt als rechts (Bancroft). Auch bei der Gattung *Corella* fehlt die Leibesmuskulatur auf der rechten Seite, auf der der Darmtractus liegt, fast ganz: nur im vordersten Körperende finden sich rechts und dorsal stärkere Muskelfasern, während links die ganze vordere Körperhälfte von einer ganz besonders mächtigen Muskellage umhüllt ist, die bei *Corella japonica* 0,3—0,5 mm Dicke erreicht. Auch in anderen Ascidienfamilien kann der Muskelschlauch asymmetrisch ausgebildet sein. So ist er z. B. bei *Microcosmus propinquus* und *M. Helleri* besonders rechts stark entwickelt, und selbst bei den Synascidien, bei denen die Leibesmuskulatur nur aus verhältnissmässig wenigen Fasersträngen besteht, können erhebliche Verschiedenheiten links und rechts auftreten. So ist z. B. nach Lahille bei *Glossophorum* im Zusammenhang mit der Entwickelung eines Brutraums die Muskulatur auf der rechten Seite schwächer ausgebildet als auf der linken.

In Uebereinstimmung mit den bereits oben (p. 216) geschilderten Besonderheiten des Cellulosemantels treten bei *Rhodosoma* und *Chelyosoma* auch gewisse Veränderungen in der Muskulatur der Leibeswand auf. Bei *Rhodosoma* handelt es sich darum, dass für den oberen, freien Deckeltheil der sog. Schale ein Bewegungsapparat geschaffen wird. Der Hautmuskelschlauch, der die Contraction des gesammten Körpers bewirkt, ist sehr dünn und nur vorn in der Region der Siphonen stärker entwickelt.

An der Unterseite des Seitentheils des Deckels breiten sich einige stärkere Muskelstränge aus, die bei gleichzeitiger Contraction der Leibesmuskeln den Deckel niederziehen und verschliessen, doch bleibt bei *Rhodosoma callense* auch bei geschlossenem Deckel seitlich ein schmaler Spalt klaffend, durch den das Wasser ein- und austreten kann. Nach Heller soll ein besonderer Muskel, der an der Mitte des Deckels sich ausbreitet, diesen aufwärts ziehen und öffnen, doch halte ich es für wahrscheinlicher, dass die Oeffnung einfach dadurch erfolgt, dass nach Aufhören der Muskelcontractionen die Längsstreckung des ganzen Thieres infolge der Elasticität der Leibeswandung eintritt, so dass der Deckel seitlich aufklappen muss.

Bei den beiden Species *Chelyosoma* erweist sich die Leibesmuskulatur in verschiedener Weise umgeformt. *Chelyosoma macleyanum* zeigt unter den sehr regelmässig angeordneten Hornplatten des Cellulosemantels sehr zahlreiche feine und kurze Muskelfasern, die parallel zur Oberfläche verlaufen und die Trennungslinien zwischen den Platten senkrecht kreuzen, so dass die Platten selbst dadurch wie durch Zwirnnähte zusammengehalten erscheinen (Textfig. 37, p. 217). Diese oberflächlichen Faserzüge, die über dem eigentlichen Hautmuskelschlauch liegen und wohl dazu dienen, eine gewisse Verschiebbarkeit der grossen starren Platten herbeizuführen, sind als eine eigene Erwerbung dieser Species anzusehen, denn sie fehlen dem *Chelyosoma productum*. Die Leibesmuskulatur dieser Art zeigt grössere Uebereinstimmung mit den Verhältnissen, wie sie als typisch für fast alle anderen Ascidien gelten, obwohl auch sie gewisse Besonderheiten darbietet. Drasche (1884) hat, abgesehen von den an den beiden Körperöffnungen auftretenden Ring- und Längsmuskeln, zwei ihrer Lage und Wirkung nach verschiedene Muskelfasergruppen bei diesem *Chelyosoma* beschrieben. Erstlich Parietalmuskeln, die von den Seiten der aus einzelnen Schildern bestehenden Deckplatte, dort wo diese durch den sog. Ringwulst mit dem übrigen Cellulosemantel verbunden ist, gegen die Mitte hinziehen. „Ihre Zahl übersteigt 50; sie sind über 1 mm stark, in der Mitte bauchig angeschwollen, von brauner, etwas metallglänzender Farbe und bewirken durch ihre Contractionen die mannigfachsten Lageveränderungen der einzelnen Gebiete der Deckplatte zu dem Ringwulste.“ Ferner finden sich zwölf kurze Muskelbündelgruppen, die sich an innere knopfartige Vorsprünge der 12 Siphonalplatten ansetzen und nach aussen divergiren. „Ihre Leistung dürfte die sein, die Schilder nach einwärts zu ziehen, mithin die Oeffnungen zu schliessen; sie unterstützen also wirksam die äussere Ringmuskulatur. Das Oeffnen der Siphonen dürfte durch die Elasticität des zwischen den Siphonal- und den angrenzenden Schildern befindlichen Bindematerials zu Stande kommen.“ Uebrigens zeigen diese Muskeln des *Chelyosoma*, wie Bancroft (1898) hervorhebt, häufig sehr erhebliche individuelle Verschiedenheiten; die Zahl der einzelnen Muskelzüge schwankt in ähnlicher Weise, wie die der Schilder an dem

vorderen Deckel, und auch die Anordnung und Stellung der Muskelzüge variirt dann mehr oder weniger.

b. Die Muskulatur der Siphonen oder, wo besondere hervorragende siphoartige Bildungen fehlen, die Muskeln der In- und Egestionsöffnung sind nur eigenartig differenzirte Theile des allgemeinen Hautmuskelschlauchs. Im einfachsten Fall finden sich um jede Oeffnung nur eine Anzahl Ringfasern, die einen von der übrigen Leibesmuskulatur mehr oder minder scharf abgesetzten Sphincter bilden. Dessen Aufgabe ist es, den Verschluss des In- oder Egestionscanals herbeizuführen, während die Wiederöffnung dadurch erfolgt, dass nach dem Erschlaffen der Muskelthätigkeit die Elasticität der Leibeswand und vornehmlich des Cellulosemantels die aneinander gepressten Ränder erweitert und auseinander treibt. Bei der Oeffnung werden besonders die in die beiden Canäle eingestülpten Randtheile des äusseren Cellulosemantels von Bedeutung sein (vgl. oben p. 214).

In den meisten Fällen treten zu diesen Ringmuskeln noch Längsfasern hinzu, die als die vordersten Ausläufer der Längsstämme des Hautmuskelschlauchs aufzufassen sind. Wo nur diese beiden Schichten in den Siphonen vorkommen, dürfte in der Regel die Ringmuskulatur die innere sein, die dem Epithel der inneren Canalwand dicht anliegt, während die Längsfasern in der Nähe des äusseren ektodermalen Hautepithels verlaufen. Bei den meisten Synascidien und *Clavelina* (vgl. Textfig. 32, p. 212) ist dieses Verhalten leicht festzustellen. Doch kommt auch eine umgekehrte Schichtenfolge vor. So erwähnt z. B. Drasche ausdrücklich, dass bei *Chelyosoma productum* die Ringmuskulatur die äussere Schicht bilde, während die Längsmuskeln darunter 6 breite Bänder darstellen, die nach hinten zu divergiren und in die Muskulatur der Leibeswand sich direct fortsetzen.

Bei den grossen Monascidien erscheint die Muskulatur in den Siphonen häufig dreischichtig. Der Grund scheint öfters darin zu liegen, dass die Längsmuskeln der Leibeswand am vordersten Körperende sich in eine äussere und innere Lage spalten, um die Sphincteren zwischen sich aufzunehmen. Doch kann eine der beiden Längsfaserschichten in den Siphonen auch selbstständig auftreten, ohne nach hinten zu direct in die Längsmuskelschicht der Leibeswand sich fortzusetzen. In manchen Fällen können die äussere und innere Längsmuskelschicht der Siphonen durch die Zahl und Dicke der Fasern recht erheblich voneinander verschieden sein (vgl. für *Ciona intestinalis* Fig. 7, Taf. XV). — Zuweilen, wie z. B. im Egestionscanal von *Botryllus* (Fig. 3 u. 4, Taf. XI), sind zwei Ringfaserschichten vorhanden, die durch Bindegewebe und spärliche Längsmuskelfasern voneinander getrennt werden.

Bei mehreren grossen Monascidien (*Ciona*, *Phallusia*, *Cynthia* etc.) fallen einige feinere Längsfasern des Hautmuskelschlauchs durch ihre eigenartigen Beziehungen zu den grossen hinteren Nervenstämmen auf. Bereits an früherer Stelle (p. 292) ist auf diese Ver-

hältnisse hingewiesen worden. Es verlaufen nämlich einzelne kleinere Muskelzüge im Innern von grossen Nervenstämmen, von diesen vollkommen umschlossen. Fig. 8, Taf. XVII zeigt in einem Nerv der *Phallusia mammillata* zwei parallel verlaufende Muskeln quer durchschnitten, von denen jeder aus etwa 5—6 Fibrillen besteht; in Fig. 5, Taf. XXV ist einer dieser Muskelquerschnitte bei starker Vergrösserung gezeichnet, und man erkennt hier, dass der fragliche Muskelstrang durchaus den normalen, typischen Bau aufweist.

Ich möchte annehmen, dass diese Erscheinungen darauf zurückzuführen sind, dass die erst verhältnissmässig spät sich endgültig differenzirenden Nervenstämme während ihrer Ausbildung solche Gruppen von Mesenchymzellen, die zu Muskelfasern zu werden bestimmt sind, allmählich allseitig umwachsen und in sich aufnehmen, ohne dass dadurch die histologische Weiterbildung beider Gewebsformen gestört wird. Die Contraction eines allseitig von Nervengewebe umschlossenen Muskels könnte dem Thiere kaum von Nutzen und Bedeutung sein, und ich halte es daher auch nicht für unwahrscheinlich, dass vielleicht die meisten dieser „Nervenmuskeln" mit ihren äussersten Enden aus dem Nerven wieder heraustreten, um sich entweder anderen Muskelzügen einzuordnen, oder bestimmten Organen oder Geweben zu inseriren. Doch habe ich ein solches Verhalten bisher durch die thatsächliche Beobachtung nicht festgestellt. Nach Roule würde freilich eine derartige vollkommene Versenkung von Muskelfasern in die nervöse Substanz überall da vorkommen, wo Nerven an den Muskeln endigen, doch beruht diese Auffassung zweifellos auf einer irrthümlichen Deutung des die Muskeln umgebenden Bindegewebes als Nervensubstanz (vgl. oben p. 291).

c. Als besonders differenzirte Abschnitte des ursprünglichen Hautmuskelschlauchs sind auch die Muskeln anzusehen, die in den Mantelgefässen zur Entwickelung gelangen. Sie sind bereits oben (p. 243 fg.) erwähnt und von Mesenchymzellen abgeleitet worden, die zum Theil der ursprünglichen Leibeswand angehörten, zum Theil von freien, amöboiden Wanderzellen abstammten. Während das ektodermale Hautepithel zur Gefässwand sich ausstülpte, legten jene Mesenchymzellen sich an diese an, und so bilden sie später einen inneren Muskelbelag, der die centralen Blutbahnen direct umgiebt und bei der Fortbewegung der Blutflüssigkeit in den langen Mantelgefässen von Bedeutung sein dürfte. In den weitverzweigten Mantelgefässen mancher grossen Monascidien zeigt die Muskulatur ein sehr merkwürdiges Verhalten, denn es treten hier spiralige Fasern auf, die in ähnlicher Weise wie die Spiralfasern in den Tracheen der Insecten die Innenseite der Gefässwand umkreisen (Schacht, Hertwig). Bei *Phallusia mammillata* fand ich, dass die Fasern als unregelmässig schräg verlaufende Bogen sich ungefähr über den halben Umfang eines jeden Gefässes erstrecken, und dass sie zumeist nur an den voneinander abgewendeten Seiten der Doppelgefässe verlaufen (Fig. 7 und 8, Taf. XIII). Uebrigens ist die contractile Natur dieser Fasern

durchaus nicht überall ganz sicher erwiesen, und vielleicht haben diese Gebilde nur die Bedeutung von Stützorganen für die Gefässwandungen.

Einfacher und übersichtlicher verhält sich die Muskulatur in den Gefässanhängen der Synascidien. Nach Drasche (1883) sollen die Ektodermfortsätze der Botrylliden und Distomiden niemals Muskeln enthalten, wohl aber stets die der Didemniden und Diplosomiden. Auch sollen bei *Distaplia* diese Gefässfortsätze fast ausschliesslich jungen Thieren eigenthümlich sein und im Alter rückgebildet werden (Bancroft, Ritter). In den Gefässen der Synascidien bilden die Mesenchymzellen unter dem ektodermalen Epithel eine einschichtige Lage, die häufig nicht ganz vollkommen ist, sondern grössere oder kleinere Lücken zeigt. Die Muskelfasern verlaufen in der Längsrichtung des Gefässes häufig mehr oder minder schräg oder etwas spiralig, und so stellt die Gefässwand einen typischen Hohlmuskelschlauch dar, ähnlich wie das Herz, doch erscheint dessen Lumen freilich gegenüber dem des Mantelgefässes bedeutend umfangreicher und namentlich im Querschnitt grösser und weiter. Auch ist nicht bekannt, dass die Gefässmuskeln sowie die Herzwand regelmässige rhythmische Bewegungen ausführen, durch die das Blut in Bewegung gesetzt wird.

Die Vergleichung der Gefässfortsätze verschiedener Synascidienarten erweist überzeugend, dass die ursprüngliche Bedeutung dieser Organe als Blutbahnen für den Cellulosemantel vielfach verloren geht, und dass das Mantelgefäss zu einem einfachen Musculus retractor wird, der das Thier in die Tiefe des gemeinsamen Cellulosemantels zurückzuziehen vermag, wenn er sich intensiv contrahirt. Dieser Functionswechsel wird dadurch bedingt, dass das Gefässlumen zunächst im distalen Blindende, dann auch an den anderen Stellen immer feiner wird, so dass ein Blutzellen führender Flüssigkeitsstrom nicht mehr hindurchtreten kann. Zuweilen lässt sich feststellen, dass diese Rückbildung des Gefässlumens dadurch hervorgerufen wird, dass bei zunehmendem Alter des Thieres die Zahl und Dicke der Muskelfibrillen beträchtlich wachsen und die Fasern dann den ganzen Ektodermschlauch ausfüllen. Viele ursprünglichen Mantelgefässe scheinen sich aber nunmehr auch ontogenetisch gleich als fast solide Rückziehmuskeln anzulegen, die nur so weit von einem feinen Blutcanal durchsetzt werden, als dies im Interesse einer leichteren und besseren Ernährung des Organs nothwendig ist. Wo die Bedeutung des Organs als Mantelgefäss ganz geschwunden ist und nur der Muskel als solcher functionirt, flacht sich gleichzeitig auch der ektodermale Epithelüberzug ausserordentlich stark ab, indem er membranartig fein und nur noch schwer nachweisbar wird. Ob es zu einem völligen Schwund und zu einer gänzlichen Auflösung des Epithels kommen kann, vermag ich nicht sicher zu entscheiden.

Leider sind die Angaben der früheren Autoren über die Beschaffenheit der Gefässanhänge und Retractoren fast alle nicht einmal eingehend genug, um aus ihnen nur mit Sicherheit entnehmen zu können, welchen

Typus die Organe darstellen. Wenn daher auch mehrfach frei den Cellulosemantel durchsetzende Muskeln beschrieben und abgebildet sind, lässt sich daraus doch nicht mit Gewissheit entnehmen, dass in der That das ursprüngliche Mantelgefäss eine so weite Rückbildung erfahren hätte. Andererseits lässt sich auch nicht mit Bestimmtheit sagen, ob nicht eine Verwechselung mit faserigen, bindegewebsartigen Gruppen von Mantelzellen vorliegt, die gelegentlich im Cellulosemantel auftreten und mit ursprünglichen Muskeln in den Mantelgefässen nichts gemeinsam haben. In manchen Fällen dürfte es sich aber doch ziemlich sicher thatsächlich um frei in der Cellulosesubstanz liegende Muskelfaserstränge handeln, wie z. B. bei manchen *Leptoclinum* und verwandten Formen. Bei *L. Thomsoni* zeichnet Herdman (1886) an jeder Seite des Einzelthieres einen sehr langen, frei verlaufenden Muskelfaserstrang, der nahe an der Ingestionsöffnung sich in einen dorsalen und ventralen Ast gabelt. Auch im Cellulosemantel von *Synoicum irregulare*, und zwar schon auf embryonalen Stadien, fand Ritter (1899) neben anderen Einschlüssen Muskelfibrillen und Muskelfaserbündel. Es soll sich aber hierbei nicht um eine selbstständige Bildung im Cellulosemantel selbst handeln, sondern um Reste von Muskeln der Leibeswand des rückgebildeten Mutterthieres, die vom Embryo aufgenommen worden sind.

Uebrigens kommen häufig hohle Mantelgefässe und solche solide Retractoren, an denen ein ektodermaler Ueberzug zumeist nicht beobachtet wurde, an einem Thiere nebeneinander vor. So beschreibt und zeichnet z. B. Drasche bei *Didemnoides macroophorum* ventral hinter dem Endostylende einen hohlen, muskulösen, knopfförmig endigenden Gefässfortsatz, während seitlich, weit vorn bei der Ingestionsöffnung solide Muskelbänder entspringen, die zuweilen die doppelte Länge des ganzen Thieres erreichen und endlich in der Tiefe des gemeinsamen Cellulosemantels sich in einzelne Fasern und Fibrillenbündel auflösen und allmählich verlieren. Ganz ähnlich verhalten sich fast alle anderen Species der Didemniden; bei allen aber zeigen sich auffallende individuelle Verschiedenheiten, nicht nur zwischen den verschiedenen Stöcken, sondern es verhalten sich immer auch die Einzelpersonen eines Stockes verschieden. Nur eine verhältnissmässig geringe Zahl Individuen zeigt zwei Retractoren und den ventralen Gefässfortsatz wohl ausgebildet nebeneinander. Vielen Personen fehlt ein Retractor, zahlreichen fehlen beide; ebenso kann der Ventralfortsatz vorhanden sein oder nicht, und so giebt es auch Thiere, die aller dieser Anhänge entbehren. Ich glaube deshalb, dass die Angaben der älteren Autoren, wenn sie das Vorkommen der muskulösen Fortsätze bei dieser oder jener Art oder Gattung nicht erwähnen, kaum Anspruch auf besondere Beachtung verdienen, und dass sie auch dann, wenn sie das Vorkommen dieser Organe ausdrücklich in Abrede stellen, nicht ohne jeden Vorbehalt als giltig zu betrachten sind, insofern nicht ersichtlich ist, dass sie auf der Untersuchung einer grösseren Zahl Individuen beruhen. Indessen ist es gar nicht unwahrscheinlich,

dass bei manchen Arten keinerlei muskulöse Fortsätze auftreten, wie z. B. Sluiter (1895) ausdrücklich hervorhebt, dass bei *Leptoclinum asteropum* die Rückziehmuskeln fehlen. Die muskulösen, hohlen Gefässanhänge entspringen nicht immer ventral unmittelbar hinter dem Endostylende, sondern oft in ziemlich grosser Entfernung davon, weiter hinten oder auch mehr oder minder seitlich, zuweilen fast ganz dorsal (*Leptoclinum Thomsoni*).

Die Diplosomiden verhalten sich ähnlich wie die Didemniden, nur scheinen die soliden Retractoren, die vom Vorderende des Thieres ausgehen, häufig zu fehlen, denn sie werden fast nirgend erwähnt. Dagegen sind die hohlen muskulösen Mantelgefässe häufig in der Mehrzahl vorhanden (z. B. zwei, ein längeres und ein kürzeres, bei *Diplosomoides molle*), und in Bezug auf ihre Ursprungsstellen am Zooid finden sich grosse Verschiedenheiten, denn man sieht sie an allen beliebigen Stellen des hinteren Körperabschnitts austreten. Vielen Thieren eines Stockes können sie gänzlich fehlen, oder sie sind zu soliden Strängen umgebildet, und diese Thatsache ist wichtig für die Beurtheilung der systematischen Eintheilung, die Giard (1872) für die Diplosomiden getroffen hat. Er unterscheidet nämlich in dieser Familie Formen mit (*Diplosoma*) und ohne Endostylanhang (*Pseudodidemnum, Astellium*). Da dieser Endostylanhang aber zweifellos den Gefässanhang bedeutet, ergiebt sich ohne Weiteres die Hinfälligkeit dieses Systems, und die Gattungen *Pseudodidemnum* und *Astellium* in Giard's Sinne konnten nicht aufrecht erhalten werden.

Ob wirklich, wie Drasche annimmt, die Gefässfortsätze aller Distomiden einer inneren muskulösen Auskleidung völlig entbehren, scheint mir doch fraglich zu sein. Aus manchen Abbildungen, die Herdman und andere gegeben haben, möchte ich zu schliessen geneigt sein, dass z. B. nicht bei allen *Colella* die Gefässwand lediglich aus einem einschichtigen Ektodermepithel besteht und dass die gezeichneten Längsstreifen auf Längsmuskelfasern zurückzuführen sind.

Auch bei den Polycliniden treten, und zwar fast immer am hintersten Ende des Postabdomens, Gefässfortsätze in dem Cellulosemantel auf, die einfach verzweigt und mit knopfförmigen Blindenden versehen sein können (*Morchellioides affinis*). Manche Abbildungen, die frühere Autoren von neuen Polycliniden gegeben haben, lassen vermuthen, dass die Mantelgefässe Längsmuskeln enthalten möchten. Auch scheint es mir zweifelhaft, ob der als Postabdomen bezeichnete Körperabschnitt in Wirklichkeit auch immer diesen Namen verdient und nicht vielleicht zuweilen nur ein Mantelgefäss ist, dass am äussersten Hinterleib entspringt und in der Hauptaxe des Körpers gerade nach hinten verläuft. Ich glaube nämlich, dass das Postabdomen der Polycliniden stets unmittelbar hinter dem Herzen endigen muss und dass die fadenförmige Verlängerung des Hinterleibs, wenn sie keine besonderen Organe mehr enthält und nicht mehr Geschlechtszellen führt, als Gefässanhang aufzufassen ist. —

Ich habe es oben (p. 595) als am wahrscheinlichsten hingestellt, dass die Retractoren der Synascidien, die den gemeinsamen Cellulosemantel durchsetzen, auf ursprüngliche muskulöse Mantelgefässe zurückzuführen seien, obgleich eine ektodermale Hülle nicht mehr nachweisbar war. Immerhin wäre auch mit der Möglichkeit zu rechnen, dass Mantelzellen nicht nur zu Bindegewebe, sondern an bestimmten Stellen zu Muskelgewebe sich direct differenziren könnten. Da die Elemente des Cellulosemantels ausgewanderte Mesenchymzellen sind, liesse es sich sehr wohl verstehen, wenn sie die gleiche histologische Umbildungsfähigkeit, die sie in der primären Leibeshöhle besitzen, auch noch nach der Durchwanderung des Hautepithels soweit bewahren würden, dass sie zur Production von Muskelgewebe befähigt bleiben. Das Vorkommen von Spiculis in der Testa sowohl wie im Bindegewebe des Innenkörpers hat uns bereits den Beweis erbracht, dass sehr eigenartige Functionen der Mesodermzellen in der That an beiden Stellen in der gleichen Weise ausgeübt werden können.

An dieser Stelle müssen auch die eigenartigen Muskelfasern genannt werden, die neuerdings Ritter (1901) bei der von ihm aufgestellten neuen Gattung *Rhizomolgula* beobachtet hat. Der Cellulosemantel setzt sich in einen langen, mit feinen Seitenzweigen wurzelähnlich besetzten Stiel fort, in dessen Axe zahlreiche Muskelfasern verlaufen. Wo ein Seitenzweig entspringt, biegt eine Faser aus dem Stiel in diesen ab, um an dem kolbenförmigen Ende spiralig oder knotenförmig sich aufzuknäulen; hier spaltet sich auch häufig jede Faser in zwei Theile. Die Muskelfasern liegen direct in der Cellulosemantelsubstanz, eine umhüllende ektodermale Epithelschicht wurde nicht bemerkt, und es bleibt daher zweifelhaft, ob die centralen Fasern ein in Rückbildung eingetretenes muskulöses Mantelgefäss darstellen, oder aus Zellen des Cellulosemantels selbst hervorgegangen sind, die sich zu contractilen Elementen differenzirt haben.

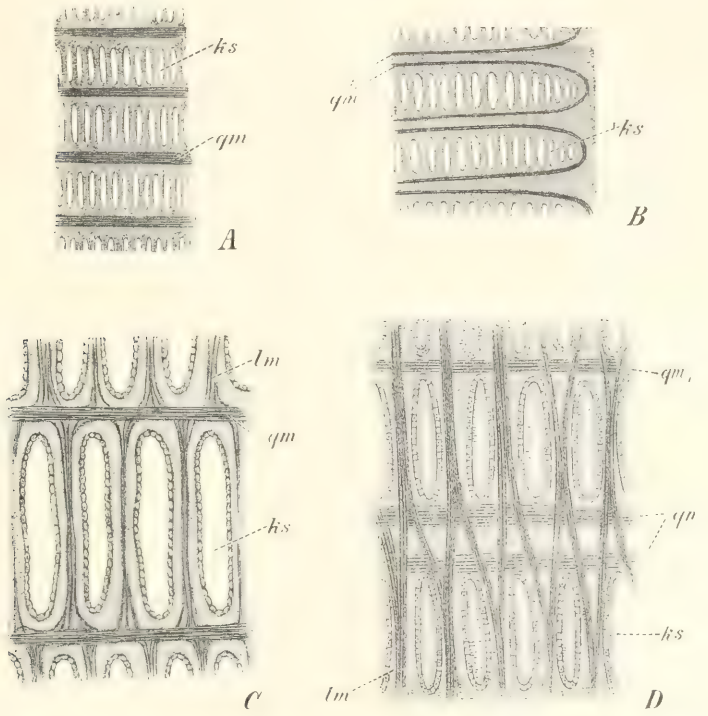
d. Zwischen den beiden die Kieme der Ascidien bildenden Epithelien liegen die Kiemenmuskeln. Sie sind entweder ganz in das Bindegewebe oder die Gallerte eingebettet, die hier die beiden Schichten der Kieme trennt, oder liegen wenigstens zum Theil frei in den Blutbahnen, deren Begrenzung sie auf gewissen Strecken bilden können. In der Literatur findet man eine verhältnissmässig geringe Zahl Arten angeführt, bei denen Kiemenmuskeln ausdrücklich erwähnt und abgebildet werden. In Wirklichkeit sind aber diese Muskeln sehr weit verbreitet, wenn auch vielleicht nicht immer besonders zahlreich, und ich glaube, man dürfte, wo überhaupt das Mesenchym zwischen den beiden Kiemenepithelien einigermassen entwickelt ist, kaum eine grössere Ascidie finden, bei der die Kiemenmuskeln völlig fehlen möchten. Aber auch bei den kleinen Synascidien kommen sie sehr häufig vor.

Der Verlauf der Muskelfasern ist natürlich durch die Kiemenspalten und die Kiemengefässe bestimmt, und daher finden sich fast immer nur

ziemlich genau in der Längs- oder Querrichtung hinziehende Faserstränge. Diese sind zumeist recht fein und zart, aus einer verhältnissmässig geringen Zahl Einzelfasern oder auch direct aus Fibrillen zusammengesetzt.

Am häufigsten beobachtet man Quermuskelzüge, die zwischen den Kiemenspaltenreihen in den Quergefässen oder in den Querzonen des primären Kiemengerüstes verlaufen. Sie erstrecken sich gewöhnlich durch

Fig. 131.



Stücke aus dem Kiemenkorb verschiedener Ascidien zur Demonstration des Verlaufs der Kiemenmuskeln. (Nach Herdman.) *A* von *Sidnyum pallidum.* $^{50}/_{1}$. *B* von *Morchellium Giardi.* $^{50}/_{1}$. *C* von *Diplosomoides molle.* $^{230}/_{1}$. *D* von *Polycarpa viridis.* $^{180}/_{1}$. *ks* = Kiemenspalten; *lm* = Längsmuskelzüge; *qm* = Quermuskelstränge; qm_1 = Quermuskeln in den Quergefässen zweiter Ordnung.

die ganze Breite der Kieme und endigen dorsal an der Dorsallamelle und ventral beim Endostyl in verschiedener Weise. Entweder lösen sie sich pinselförmig in einzelne feine Fäserchen auf, die sich im Bindegewebe allmählich verlieren, oder sie knicken an jenen Stellen, wie Maurice für *Fragaroides aurantiacum* festgestellt hat, fast rechtwinklig um und setzen sich direct in die Längsmuskelzüge der Leibeswand fort. Endlich können die Enden je zweier benachbarten Quermuskeln in einander übergehen, und so entstehen Ringmuskel, die jede Kiemenspaltenreihe

umgrenzen (*Morchellium Giardi*, Textfig. 131 *B*). Gewöhnlich liegt in jedem Quergefäss nur ein feinerer Muskelstrang oder ein breiteres Muskelband (Textfig. 131 *A* u. *C*). Doch kann das letztere auch in zwei selbstständig nebeneinander verlaufende Stränge sich auflösen oder durch diese vertreten sein, wie es z. B. gewöhnlich da der Fall ist, wo die Kiemenspaltenreihen von Muskelringen umgeben werden. Zuweilen können die verschiedenen Kiemenspaltenreihen eines Thieres entweder durch ein oder durch zwei Muskelstränge getrennt sein, und zumeist wechselt dann das Verhalten in einer ganz regelmässigen Weise, indem nur in den breiteren Quergefässen erster Ordnung zwei Quermuskeln verlaufen, in den schmäleren Querzonen dagegen nur ein Muskelband auftritt (Textfigur 131 *D*).

Die Längsmuskeln der Kieme stehen an ihren hinteren Enden zumeist mit dem Hautmuskelschlauch in Verbindung, während sie vorn in der Regel in feine Fasern sich auflösen und im Bindegewebe der Leibeswand endigen. Häufig sieht man sie ziemlich regelmässig zwischen allen bereits wohl entwickelten Spalten jeder Reihe hindurchziehen, stellenweise sind sie weniger zahlreich und nicht neben jedem Spiraculum zu finden. Selten nur scheinen sie alle ganz gerade und ungetheilt zu verlaufen; vielmehr erfolgt zumeist ein Faseraustausch zwischen den benachbarten Muskelsträngen, der sich in mehr oder minder regelmässiger Weise vollzieht (Textfig. 131 *C* und *D*). Indem jeder Strang, sowohl am vorderen als hinteren Ende jeder Kiemenspalte, sich in zwei Aeste theilt, die sofort wieder mit je einem benachbarten Ast zur Bildung neuer Längsstränge zusammentreten, erscheint jedes einzelne Spiraculum wie von einem Muskelrahmen umgeben. Ueberdies finden sich gleichzeitig auch Quermuskelstränge vor, und diese verlaufen nicht immer vollkommen unabhängig neben den Längssträngen, sondern an mehreren Stellen scheinen die Fasern des einen Systems in die des anderen sich fortzusetzen.

So wie in dem von den Spalten durchbrochenen Theil des Kiemendarms finden sich auch in der Präbranchialzone Muskeln, die von den mehr auswärts gelegenen Strängen des Hautmuskelschlauchs mehr oder minder deutlich gesondert erscheinen. Es sind das fast ausschliesslich Transversal- oder Ringmuskeln, die einmal im Tentakelträger sich finden und zweitens auch neben dem Flimmerbogen vorkommen. Die Muskeln des Tentakelträgers stellen häufig einen recht ansehnlichen Sphincter dar, der nicht nur den Eingang in den Kiemendarm verengen und abschliessen, sondern auch die Tentakel mit bewegen kann (Fig. 8 u. 10, Taf. XV). Die Flimmerbogenmuskeln, die in der vom Flimmerepithel gebildeten Ringfalte selbst verlaufen, sind immer nur sehr fein und setzen sich aus wenigen Querfasern zusammen. Bei den kleineren Synascidien scheinen sie stets zu fehlen, und nur da, wo reiches Bindegewebe in die ansehnliche Flimmerbogenfalte einwuchert, entstehen hier auch Muskelfibrillen. Dagegen treten häufiger etwas mehr auswärts an

der Basis des Flimmerbogens stärkere Ringmuskelzüge auf, die allerdings von der allgemeinen Muskulatur der Leibeswand kaum scharf abzugrenzen sind und daher wohl dieser zugerechnet werden müssen (Textfigur 63 *A*, p. 330).

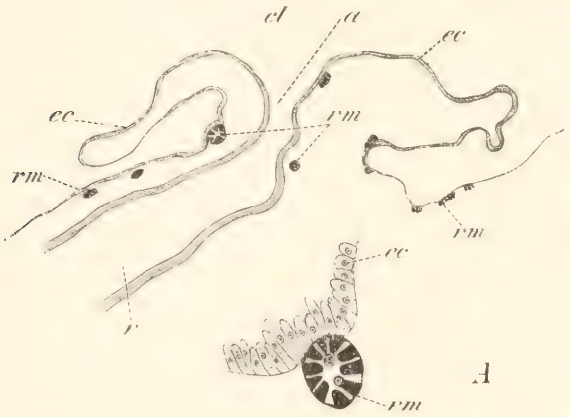
Dem Vorkommen oder Fehlen der Kiemenmuskeln müsste natürlich eine gewisse systematische Bedeutung zukommen; und wenn bei sonst in allen wesentlichen Eigenthümlichkeiten übereinstimmenden Formen derartige Unterschiede auftreten, dass hier wohl entwickelte Kiemenmuskeln vorhanden sind, dort aber fehlen, so würde die Auflösung dieser Formengruppe in zwei verschiedene Arten, oder mindestens in Varietäten, wohl gerechtfertigt erscheinen. Das dürfte vielleicht innerhalb der Gattung *Morchellioides* der Fall sein. Die beiden Arten *M. affinis* und *M. Alderi*) unterscheiden sich fast nur dadurch, dass bei der ersteren Muskelfasern in den Quergefässen der Kieme auftreten, bei der letzteren aber nicht. Hinzu tritt allerdings noch der kleine Unterschied, dass dort die Lobi der Ingestionsöffnung etwas stärker abgerundet, hier etwas mehr zugespitzt sind (Herdman).

e. Zuweilen lassen sich an manchen inneren Organen der Ascidien noch besondere Muskeln nachweisen, die den bisher behandelten nicht ohne Weiteres zugerechnet werden können, obwohl sie sich phylogenetisch aus einer dieser Gruppen entwickelt haben. Besonders von der Muskulatur der Leibeswand und der Kieme können sich gewisse Faserzüge abspalten, zu bestimmten Organen in nähere Beziehung treten und dann besondere Leistungen verrichten.

Hierher rechne ich die Muskeln der Dorsalfalte, die zuweilen von den anderen Kiemenmuskeln weiter entfernt, oft tiefer in die Dorsallamelle eingesenkt liegen und überdies durch bedeutendere Stärke ausgezeichnet sein können. Manchmal begrenzen sie den grossen dorsalen Blutsinus und dürften dann für die Fortbewegung des Blutes in dieser Region nicht ohne Bedeutung sein (Fig. 9 u. 10, Taf. XIX, Textfig. 117, p. 488). Bei manchen Monascidien (*Ciona*) haben diese ziemlich zahlreich auftretenden Längsmuskelstränge, wenigstens zum Theil, noch eine andere Function. Da die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen in der Medianebene im Dorsalseptum sehr weit nach vorn aufsteigen, werden sie von einigen dieser Muskeln begleitet und umgeben. Es können daher deren rhythmische Contractionen sehr wohl dazu beitragen, die Fortbewegung der reifen Geschlechtszellen zu beschleunigen oder gar allein herbeizuführen (Fig. 8, Taf. XXII). Da, wo die ausführenden Canäle ganz oder grösstentheils der Leibeswand unmittelbar anliegen, scheinen die nächst benachbarten Längsstränge des Hautmuskelschlauchs diese Function zu übernehmen (*Clavelina*, Textfig. 136). Ganz verschieden von diesen durch Mesenchymzellen gebildeten Muskeln sind natürlich die Fibrillen, die bei einigen Ascidien im Oviduct auftreten, und die von den Wandzellen dieses Canals selbst ausgeschieden werden (vgl. Fig. 7, Taf. XXVI).

Der Darm entbehrt, wie oben ausgeführt worden ist, eines besonderen Muskelbelags, und im Wesentlichen ist es die Flimmerbekleidung der Darmepithelien, die die Fortschaffung der Nahrung und der Fäces bewirkt. Das hindert nicht, dass da und dort gelegentlich mesodermale Muskelzellen an den Verdauungstractus sich ansetzen und in demselben Sinne thätig sind. Doch habe ich eine Regelmässigkeit oder Gesetzmässigkeit im Auftreten und in der Vertheilung dieser Muskeln nirgend in den Beschreibungen betont gefunden und auch selbst nicht festgestellt. Häufiger dürfte aber vielleicht ein besonderer Ringmuskel in der nächsten Nähe des Afters vorkommen, der entweder als vollkommener Sphincter ani den Enddarm an der betreffenden Stelle reifenförmig umgiebt, oder nur unvollständig halbkreisförmig oder bogenförmig ausgebildet ist. Zuweilen

Fig. 132.



Medianer Längsschnitt durch die Afterregion einer *Ciona intestinalis*. $^{35}/_{1}$. *A* Aus demselben Schnitt der Sphincter und das benachbarte Cloakenepithel bei stärkerer Vergrösserung. $^{305}/_{1}$.

a = Afteröffnung; *cl* = Cloake; *ec* = Ektodermales Epithel der Cloakenhöhle; *r* = Rectum; *rm* = Ringmuskelzüge, den Sphincter ani bildend.

finden sich selbst bei kleinen Synascidien (*Fragaroides aurantiacum*), ähnlich wie in den Siphonen, mehrere Ringmuskelzüge vor, die aus einer ansehnlichen Zahl Fibrillen sich zusammensetzen. Andererseits ist der Sphincter ani oft auch bei muskelreichen, grossen Monascidien relativ schwach oder auch nur unvollständig entwickelt. (Textfig. 132). Die Herkunft der Analmuskeln dürfte wohl nicht überall dieselbe sein, denn je nach ihrer Lage scheinen sie entweder auf den Hautmuskelschlauch oder auf die Kiemenmuskeln zurückführbar zu sein.

Hin und wieder habe ich bei einigen *Molgula* und anderen grossen Monascidien (*Ciona*) feine Muskelfaserstränge in dem Bindegewebe beobachtet, das das Pericard umgiebt, wie das bereits oben (p. 518) angedeutet worden ist. Diese Muskelzellen haben den gleichen Ursprung

wie die contractilen Elemente, die sich an den grossen Blutgefässen entwickeln und bereits an früherer Stelle (p. 532) behandelt worden sind. Diese mit dem Blutgefässsystem im Zusammenhang stehenden Muskeln lassen sich kaum auf abgesprengte, dislocirte Theile der allgemeinen Leibesmuskulatur zurückführen, sondern es handelt sich um Neubildungen, die dadurch entstanden sind, dass bestimmte in der Tiefe liegende Mesenchymzellen und Zellengruppen selbstständig zu Muskelgewebe sich differenzirt haben.

XII. Die Niere.

Die vergleichend anatomische Betrachtung des Excretionsorgans der Ascidien lehrt uns eine ganz continuirliche Reihe verschiedener Ausbildungsstufen kennen: die Reihe beginnt mit sehr einfachen, primitiven Stadien und schliesst mit einem complicirten, umfangreichen Nierenorgan ab, wie es die Molguliden entwickeln. Bei sehr zahlreichen Ascidien, namentlich bei den Synascidien, aber auch bei vielen Monascidien, sind Excretionsorgane bisher überhaupt noch nicht nachgewiesen worden. Es ist aber kaum sehr wahrscheinlich, dass sie in der That gänzlich fehlen möchten; viel eher dürfte es der Fall sein, dass die Organe hier erst auf der primitivsten Ausbildungsstufe stehen, auf der sie, weil schwer erkennbar, sich bisher der Beobachtung entzogen haben.

a. Im einfachsten Fall besteht noch kein besonderes, scharf umschriebenes Nierenorgan, sondern es finden sich nur in der primären Leibeshöhle, mehr oder minder zahlreich, einzelne Nierenzellen. Sie liegen, wo sie nachgewiesen werden konnten (*Botryllus*, *Botrylloides*, *Polycyclus*), stets im Bereich der Darmschlinge, zumeist dem Entoderm dicht benachbart. Von den anderen Mesenchymzellen unterscheiden sie sich gewöhnlich ziemlich deutlich: sie sind fast immer allseitig abgerundet, zuweilen fast kugelförmig und führen im Plasma bräunlich glänzende Körnchen, die als Harnconcremente gedeutet wurden und wahrscheinlich aus kohlensauren und harnsauren Salzen bestehen dürften (Dahlgrün). Ist diese Ansicht zutreffend, so müssen die Nierenzellen als eigenartig differenzirte Mesenchymelemente angesehen werden, die „die Fähigkeit erlangt haben, die dem Organismus schädlichen Harnsalze zu eliminiren und in ihrem Protoplasmaleibe anzusammeln". Wenn wir uns erinnern, dass, wie oben (p. 556) mitgetheilt wurde, nach Krukenberg das organische Nährmaterial im Blut fast ausschliesslich von Zelle zu Zelle weitergegeben wird und nicht im Blutplasma gelöst ist, wird eine derartige Function gewisser, ursprünglich mit den Blutzellen identischer Elemente kaum unwahrscheinlich sein.

Auf der gleichen Ausbildungsstufe steht die Niere nach Dahlgrün auch bei der *Ciona*, denn auch hier konnten nur einzelne, dem Darm benachbarte, frei in der primären Leibeshöhle liegende Nierenzellen beobachtet werden. Allerdings fand Roule (1884) bei der gleichen Art

das Excretionsorgan vollkommener ausgebildet, denn er beschreibt es als eine dichte Ansammlung zahlreicher, zum Theil in vielen Schichten übereinander liegenden, orangefarbenen Mesenchymzellen, die namentlich den Endabschnitt des Vas deferens umgeben und niemals einzeln, durch Bindegewebe voneinander getrennt, vorkommen. Wo die Zellen nur in einer Schicht nebeneinander liegen, sind sie ungefähr cubisch, wo sie zahlreicher sich finden, erscheinen sie durch den gegenseitigen Druck polyedrisch geformt. Alle Zellen enthalten sehr kleine Granulationen und sind aus Blutzellen hervorgegangen, die sich an den betreffenden Stellen festgesetzt haben. Diese Zellen sollen alle charakteristischen Reactionen der Harnsäure oder der harnsauren Salze, der Oxalate und Phosphate, aufweisen, und sie entnehmen diese Stoffe dem Blute, das in den den Nierenzellen benachbarten Sinus strömt. Andererseits scheiden die Nierenzellen diese Substanzen wieder aus, und Roule glaubt, dass dieser Vorgang einem einfachen osmotischen zu vergleichen sei, indem die zur Excretion bestimmten Stoffe durch die dünne Wand des Samenleiters hindurch diffundiren und durch die männlichen Geschlechtsöffnungen in die Cloake gelangen. „Les phénomènes de diffusion sont ainsi facilement effectués, et les corps excrétés, qui passent du sang dans l'intérieur des prolongements cylindriques, sortent dans la cavité péribranchiale par les pores de ces cylindres."

Die Darstellungen, die die beiden Autoren von der *Ciona*-Niere gegeben haben, unterscheiden sich viel tiefer, als es vielleicht auf den ersten Anblick scheint, und zwar ist besonders der Unterschied im physiologischen Verhalten der Nierenzellen bemerkenswerth. Nach Roule scheidet die Niere der *Ciona* die Harnsubstanzen thatsächlich aus: der Vorgang vollzieht sich allerdings in etwas eigenartiger Weise, aber immerhin verlassen die betreffenden Stoffwechselproducte das Organ und füglich auch den ganzen Körper. Nach den Beobachtungen Dahlgrün's ist das nicht der Fall, denn die Harnconcremente bleiben in den Nierenzellen abgelagert und können aus diesen nicht nach aussen entfernt werden, weil die Zellen von Bindegewebe und Blut allseitig umgeben sind.

b. Wenn auch bei den Botrylliden fast alle Nierenzellen einzeln und isolirt liegen, finden sich doch auch hin und wieder kleinere Gruppen von zwei und drei oder vielleicht auch mehr Elementen, die dicht aneinander gepresst erscheinen und durch keine bindegewebige Zwischensubstanz getrennt sind. Solche Gruppen leiten zu der zweiten Ausbildungsstufe des Excretionsorgans hinüber, das nach Herdman (1886) bei den Synascidien ziemlich häufig vorzukommen scheint. Dem Intestinum liegt hier oft eine einheitliche mesodermale Zellgruppe dicht an, die gewöhnlich durch eine gelblichgrüne Färbung von den benachbarten Zellen sich unterscheidet und aus Nierenzellen sich zusammensetzt. Allerdings stellt Herdman die Deutung dieser „mass of a glandular nature" als Niere nur als sehr wahrscheinlich und nicht als unbedingt sicher hin, denn er betont ausdrücklich, dass das Organ „is in all

probability of a renal nature, and corresponds to the renal vesicles found in many simple Ascidians".

Die Vervollkommnung eines solchen Organs gegenüber der ersten Ausbildungsstufe besteht, wie leicht einzusehen, darin, dass hier alle gleichartig functionirenden Zellen nicht mehr über weite Körperregionen zerstreut, sondern zur Bildung eines einheitlichen, von den Nachbargeweben scharf abgegrenzten Körpers zusammengetreten sind. Wie oben erwähnt wurde, soll nach Roule das Gleiche auch bei *Ciona* bereits eingetreten sein, und dann müsste diese Gattung bezüglich des Verhaltens ihres Excretionsorgans hierher gerechnet werden. Wahrscheinlich aber werden bei so manchen Synascidien nicht nur eine einzige Nierenzellmasse sondern mehrere getrennte grössere dem Darm benachbarte vorhanden sein.

c. Auf der dritten Stufe besteht das Excretionsorgan aus einer grösseren oder geringeren Zahl wohl abgegrenzter, einzelner Bläschen, die alle zum Theil von Bindegewebe, zum Theil auch direct von Blutbahnen umgeben werden, wie denn überhaupt ein reiches Sinussystem zwischen den Nierenbläschen sich ausbreitet. Unter den Ascidiinen finden sich solche Organe ganz allgemein bei den Gattungen *Phallusia, Ascidia, Ascidiella,* aber auch den Cynthien fehlen sie nicht ganz, denn sie wurden neuerdings bei *Cynthia dura* nachgewiesen (Dahlgrün) und dürften wohl noch bei manchen anderen vorhanden sein. Vermuthlich haben sich die Nierenorgane in diesen beiden Familien selbstständig und unabhängig voneinander von ähnlichen Anfangsstadien aus, wie wir sie bisher kennen gelernt haben, weitergebildet. Die Nieren der verschiedenen Ascidien, die diesen dritten Bautypus darstellen, zeigen selbst wieder untereinander gewisse Verschiedenheiten, die uns beweisen, dass eine allmähliche phylogenetische Weiterbildung stattgefunden hat, und dass nicht von allen Arten bisher das gleiche Endstadium erreicht worden ist.

Die Excretionsorgane liegen fast immer in der nächsten Nachbarschaft des Darmcanals, gewöhnlich in das Bindegewebe eingebettet, das sich zwischen den Darmschenkeln ausbreitet und das manche Autoren kaum mit Recht als äussere Darmwand bezeichnet haben. In der Umgebung des Oesophagus und Rectums beobachtet man sie in der Regel nicht. Bei der Gattung *Ascidiella* finden sie sich dagegen auch auf der linken Körperseite in der Leibeswand, und gelegentlich, namentlich bei kleinen Formen, steigen sie hier weit nach vorn auf, bis in den Ingestionssipho hinein. Die linke Leibeswand wird dadurch beträchtlich dicker als die rechte. Bei *Cynthia dura* fehlen die Nierenbläschen in der Umgebung des Darmes und liegen nur in den Leibeswandungen, links und rechts neben und zwischen den Geschlechtsorganen.

Die Zahl der Nierenbläschen zeigt sehr erhebliche individuelle Schwankungen. In grossen und alten Thieren ist sie grösser als in kleinen jungen, denn zeitlebens erfolgt eine Neubildung von Bläschen

aus indifferenten Zellen des Bindegewebes. In grossen Phallusien zählt man wohl viele Hundert, weniger bei *Ascidia mentula*, und noch geringer ist die Anzahl bei der *Ascidiella cristata*; ich bin aber ausser Stande, bestimmtere Zahlen anzugeben. *Cynthia dura* scheint nur einige Dutzend Nierenbläschen zu besitzen.

Die Gestalt der einzelnen Bläschen ist recht verschieden, selbst in ein und demselben Thier. Im Allgemeinen herrschen allseitig abgerundete, eiförmige und selbst kugelähnliche Formen vor; zuweilen aber strecken sich die Bläschen in einer Richtung sehr erheblich, so dass sie fast schlauchartig werden (an einzelnen Stellen bei *Cynthia*, *Phallusia* etc.), und häufig erscheinen sie mehr oder minder unregelmässig ein- und ausgebuchtet oder polyedrisch. Wo sie dicht nebeneinander liegen, wird, bei dem zeitlebens vor sich gehenden Wachsthum des Organs, die Gestalt der Bläschen durch den gegenseitigen Druck in erheblicher Weise beeinflusst. Auch die benachbarten Organe, so namentlich die Geschlechtsorgane, verhindern zuweilen, dass eine gleichmässige Ausbildung der Nierenblasen nach allen Seiten hin erfolgt (*Phallusia*, Fig. 15, Taf. XXV). Dazu kommt noch, dass bei der Conservirung sehr leicht Schrumpfungen eintreten; bei Anwendung ungeeigneter Reagentien sind diese so erheblich, dass die normale Gestalt gänzlich verzerrt erscheint.

Auch die Grösse der Bläschen erweist sich in einem Organ recht verschieden; es folgt das schon daraus, dass neue Gebilde immer wieder entstehen und erst allmählich ihre volle Ausdehnung erlangen. Zuweilen liegen die jüngsten Bläschen immer nur vor den älteren, und dann beobachtet man von vorn nach hinten, d. h. vom Rectum nach dem Magen zu, eine regelmässige Alters- und Grössenfolge (Kupffer). Aber auch die ganz entwickelten und kaum noch weiter wachsenden Nierenbläschen zeigen beträchtliche Grössenunterschiede. Am kleinsten sind sie im Allgemeinen bei den kleinen *Ascidiella*, bei denen sie häufig nicht mehr als 0,2 mm messen; etwas grösser sind sie bei *Ascidia mentula* und noch bedeutender bei *Phallusia mammillata*, in der man viele findet, die 0,6—0,8 mm im Durchmesser zeigen. Bei *Ascidia pustulosa* Ald. u. Hanc. (= *Ascidiella aspersa* O. F. M.?) werden manche Bläschen reichlich 1 mm lang (Kupffer), und diese Dimension dürften auch die längsten Schläuche der *Cynthia* nicht viel übertreffen, während sie bei *Microcosmus* über 2 mm betragen (Fig. 11, Taf. XXV).

Der Bau der Nierenbläschen ist überall im Wesentlichen der gleiche, denn stets stellt die Wand ein einschichtiges, in der Regel nur mässig dickes (*Ascidia mentula*), zuweilen (*Ascidiella cristata*) ziemlich dünnes und flaches Epithel dar. Im einfachsten Fall sind alle Wandzellen durchaus gleichartig, zuweilen aber erweisen sich die Zellen an den verschiedenen Stellen der Blase verschieden differenzirt, indem sie, wenn wohl auch alle in der gleichen Weise als Nierenzellen thätig, in Form und Grösse sich unterscheiden und namentlich in ihrer Dicke um mehr

als das Doppelte variiren (*Ascidiella cristata*, Fig. 13, Taf. XXV). Die feineren Unterschiede im Bau der Nierenzellen der verschiedenen Arten liegen ausser dem Bereich dieser Darstellung, und nur auf das Eine sei hier hingewiesen, dass sich Verschiedenheiten in Bezug auf die Bildung von Concretionen finden. Die Nierenzellen der auf niederer Ausbildungsstufe stehenden Excretionsorgane enthielten sämmtlich mehr oder minder zahlreiche Concrementkörner: bei den Elementen der Nierenbläschen ist das nicht mehr immer der Fall. Bei *Cynthia* und *Microcosmus* beobachtet man zwar noch dunkle und färbbare Körner im Zellplasma, sie bleiben aber hier nicht liegen, sondern werden nach und nach sämmtlich an die innere Wand gebracht, um hier feine Krystallstäbchen zu bilden, die sich ablösen und in das Lumen der Bläschen fallen. Bei *Phallusia* kommen nur noch in vereinzelten Zellen der Nierenbläschen solche Körner vor, die am inneren Rand zur Bildung von kurzen Stäbchen zusammentreten: die meisten Elemente bilden keine festen Einschlüsse mehr, und das Gleiche ist auch überall bei *Ascidiella cristata* und *Ascidia mentula* der Fall.

Das Lumen eines jeden Nierenbläschens enthält meistens einen grösseren Concrementkörper, dessen Bildungsweise von der Beschaffenheit der Nierenzellen abhängig ist. Wo von diesen nur krystallinische Stäbchen ausgeschieden werden, verwandeln sich diese im Lumen allmählich in eine amorphe Substanz, die sich in mehr oder minder regelmässigen, concentrischen Schichten ansammelt, während peripher zeitlebens immer neue Stäbchen sich anlegen.*)

Bei *Phallusia* tritt die Bedeutung der festen Stäbchen für die Bildung der Harnconcremente im Blasenlumen bereits sehr zurück, und bei den oben erwähnten anderen Ascidiiden werden festgeformte Substanzen von den Zellen überhaupt nicht mehr ausgeschieden, sondern nur flüssige Excrete geliefert (Dahlgrün). Durch die chemische Umänderung dieser in den Blasenhöhlen sich ansammelnden Massen entstehen die festen Harnconcretionen, und da die Wandzellen zeitlebens secerniren, bilden sich um den alten, zuerst fest gewordenen Kern immer neue Schichten aus. So erklärt sich die fast überall mehr oder minder deutlich hervortretende concentrische Schichtung der festen Concretionen.

Die in den Blasen liegenden Harnconcremente sind in Grösse, Form und Farbe sehr verschieden. Die Grössenunterschiede der in einem Organ vorkommenden Harnsteine erklären sich zum grossen Theil aus Altersunterschieden. Auch dürften im Allgemeinen in grösseren Bläschen auch grössere Steine sich finden, und es lassen sich daher bei den ver-

*) Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass hier, so wie in allen Fällen, in denen von der Bläschenwand sich ablösende Stäbchen beobachtet worden sind, gleichzeitig auch ein flüssiges Secret abgesondert wird, dass die Krystallstäbchen miteinander verkittet, nachdem sie ins Lumen gelangt sind und mit dem Aufbau des Harnsteins begonnen haben.

schiedenen Arten und Gattungen ähnliche Grössenverschiedenheiten wie der Bläschen, so auch der Concretionen wahrnehmen.

Ebenso wechselnd wie die Grösse, ist die Gestalt. Wenn auch fast immer eine concentrische Schichtung besteht, so sind dennoch die Steine nur in seltenen Fällen allseitig gleichmässig abgerundet, kugelähnlich oder eiförmig (*Ascidiella scabra*). Zumeist sind sie sehr unregelmässig geformt, da und dort springen in der Regel scharfe Ecken und Kanten vor. Manchmal, aber nicht constant an allen Stellen desselben Organs, erblickt man Concretionen, die an gewisse Schneckengehäuse erinnern, und mehrere dieser mikroskopisch kleinen Gebilde können sich zu unregelmässigen Ballen zusammenlegen und fest miteinander verkleben (*Ascidiella cristata*). Die in den verschiedenen Bläschen eines Organs abgelagerten Harnsteine können in ihrer Form zuweilen recht auffallend sich unterscheiden.

Auch die Farbe der Concretionen ist recht verschieden. Selten sind die Steine farblos, weiss; in den meisten Fällen erscheinen sie braun, in verschiedenen helleren oder dunkleren Schattirungen. Manchmal beobachtet man ein ausgesprochenes Gelbbraun, seltener ein deutlicheres Gelb oder Roth. Nach Roule (1884) sollen bei *Ascidiella scabra* und *As. lutaria* gleichzeitig gelbe und rothe Concretionen vorkommen, die bei ganz schwachen Vergrösserungen als winzige, farbige Fleckchen hervortreten.

Manchmal sind die Concretionen, wenn sie in der Zwei- oder Mehrzahl in einem Bläschen auftreten, recht verschieden voneinander, und zwar unterscheiden sie sich dann oft nicht nur durch die Gestalt, sondern auch durch andere Merkmale. So kommen z. B. bei *Ascidia meridionalis* neben der glänzenden gelbbraunen Concretion, die meist einen besonderen, dunkelbraunen Centraltheil erkennen lässt, in zahlreichen Nierenbläschen noch mehrere helle, rosettenförmige Krystalle vor, die Herdman (1882), allerdings nicht ohne jeden Vorbehalt, als Harnablagerungen deutete, denn möglicherweise seien sie erst nach dem Tode entstandene Ausscheidungen oder Kunstproducte.

d. Die vollendetste Ausbildung erfährt das Excretionsorgan der Ascidien bei den Molguliden. Statt der zahlreichen Bläschen findet sich hier ein grosser Nierensack, der den Harn ausscheidet und in seinem Lumen in Form von festen Concrementen aufspeichert. Die Molgulidenniere wurde zuerst von P. J. Van Beneden (1846) bei *Molgula ampulloides* beobachtet und im Wesentlichen, soweit es sich um die gröberen anatomischen Verhältnisse handelte, richtig dargestellt. Die physiologische Bedeutung des Organs hat er aber nicht erkannt; er bezeichnet die Niere als ein „organe indéterminé“ oder „organe énigmatique“. Nachdem Krohn (1852) bei Embryonen der Ascidiiden (*Phallusia mammillata*) eine ähnliche Blase, in deren Nachbarschaft später noch viele andere entstehen, beobachtet und mit einiger Wahrscheinlichkeit als Niere in Anspruch genommen hatte, lag die gleiche Deutung für die Molguliden

nahe. In der That wiesen auch Kupffer (1872), Lacaze-Duthiers (1874)*) und Giard (1872) diese Auffassung als zutreffend nach, und heute ist sie allgemein anerkannt, trotzdem der Mangel eines ausführenden Canals, den man mit der Bedeutung des Organs als Niere früher unvereinbar fand, überall zweifellos festgestellt ist.

Der Nierensack der Molguliden liegt stets auf der rechten Körperseite, zuweilen ist er allerdings mehr oder minder auffallend nach der Dorsalseite zu verschoben (*Gamaster*, *Eugyra*). So weit ich sehe, kommen nur bei *Rhizomolgula arenaria* zwei Nierensäcke vor, auf jeder Seite einer. Die Säckchen sind hier verhältnissmässig klein, länglich, aber ziemlich unregelmässig geformt und liegen der Leibeswand dicht an (Ritter). Die Lagebeziehungen des Excretionsorgans zu den benachbarten Geschlechtsorganen und zum Herzen scheinen überall fest bestimmt und nur wenig veränderlich zu sein, zum Geschlechtsorgan natürlich nur da, wo dieses, wie es ja zumeist der Fall ist, auch auf der rechten Körperseite und nicht nur einseitig links entwickelt ist (vgl. Fig. 8 u. 9, Taf. XXXVI). Besonders innig ist die Beziehung der Niere zum Herzen (Textfig. 133). Das hat bereits Van Beneden bei der *Molgula ampulloides* beobachtet, bei der er eine ziemlich feste Verwachsung zwischen beiden Organen constatirte. Bei *Lithonephria* ist die Niere auf ihrer äusseren Seite zum Theil vom Herzen überdeckt, und der Herzspalt, die Umschlagsstelle des Pericards in das Myocard, liegt der äusseren Nierenwand so dicht an, dass diese nach Art eines Epicards den Verschluss besorgt (Julin).

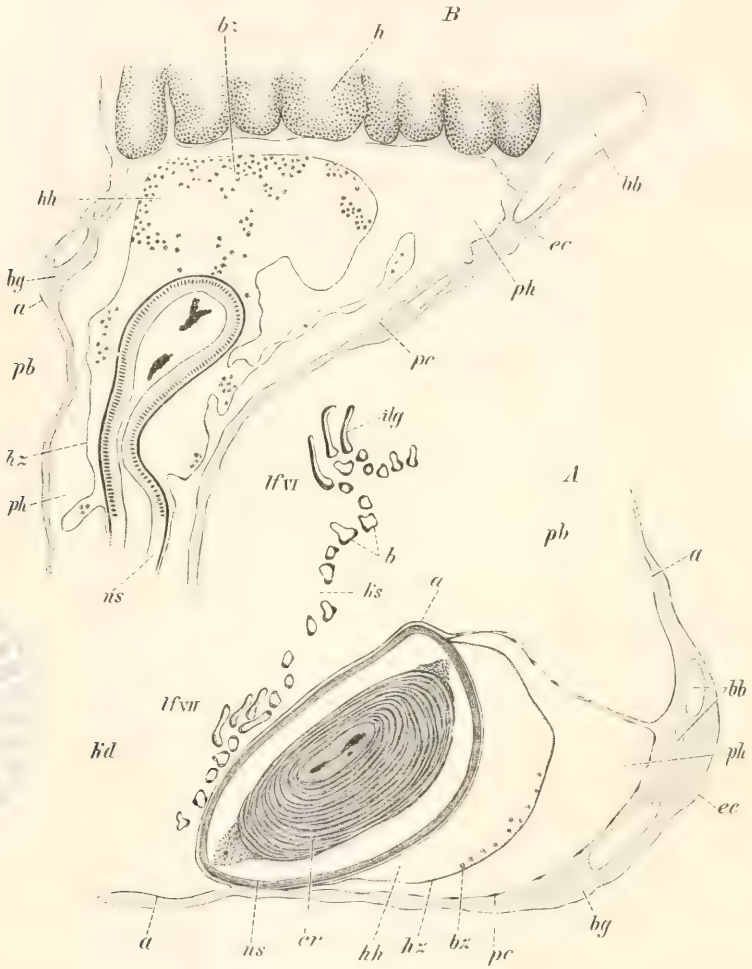
Die Gestalt des Nierensackes zeigt keine erheblichen Verschiedenheiten: sie ist im Allgemeinen eine bohnen- oder wurstförmige. Manchmal ist das Organ nur sehr wenig gekrümmt, fast cylindrisch (*Molgula ampulloides*, *M. roscovita*), zuweilen fast hufeisenförmig gestaltet (*Stomatropa villosa*). Die concave Fläche scheint immer nach vorn gerichtet zu sein, meist gleichzeitig ein wenig ventral zu, seltener vielleicht (*Ctenicella tumulus*) stärker dorsal zu gekehrt. Im Querschnitt erscheint der Nierensack gewöhnlich rundlich, manchmal fast kreisförmig; stärker unregelmässige Formen dürften wohl zumeist durch die Conservirung und Präparation hervorgerufen worden sein.

Die Grösse ist stets eine verhältnissmässig bedeutende, so dass die Nierensäcke überall mit blossem Auge wahrgenommen werden können. Im Allgemeinen haben grössere Thiere auch einen grösseren Nierensack, obwohl ein bestimmtes Grössenverhältniss, das übrigens durch individuelle Variationen erheblich gestört werden kann, immer nur innerhalb einer Species besteht. *Molgula pulchra* Michaelsen wird nur 15 mm gross, ihr Nierensack wächst bis auf 5 mm Länge und 1,5 mm Breite heran.

*) Lacaze-Duthiers hebt in seiner grossen Molguliden-Arbeit (1874, p. 312) besonders hervor, dass er bereits in seinen Vorlesungen in den Jahren 1868 und 1869 die Nieren der *Molgula* ausführlich behandelt hätte.

In einer etwa 3 cm langen *Ctenicella tumulus* ist die Niere fast 1,5 cm gross, in einer kaum 2,5 cm grossen *Astropera sabulosa* misst sie über 1 cm. Bei den grossen Molguliden erreicht sie eine erhebliche Ausdehnung. Eine *Ctenicella rugosa* von 15 cm besass eine 8 cm lange,

Fig. 133.



A Stück aus einem frontalen Längsschnitt durch *Molgula nana;* der Nierensack, Herz und Pericard sind quer durchschnitten. $^{85}/_{1}$.

B Dieselbe Region von *Molgula occulta;* der sehr weit nach hinten reichende Hinterabschnitt des hier stark collabirten Nierensackes ist nicht eingezeichnet, und ebenso fehlt der diesen begleitende Theil der Herz- und Pericardialwand. $^{50}/_{1}$.

a = Aussenwand der Peribranchialräume; *b* = Innenwand des Peribranchialraums, Aussenepithel der Kieme; *bb* = Blutbahnen; *bg* = Bindegewebe; *bz* = Blutzellen in der Herzhöhle; *cr* = Concretionsstab im Nierensack; *ec* = ektodermales Hautepithel; *h* = Hodenbläschen; *hh* = Herzhöhle; *hz* = Herzwand; *ilg* = innere Längsgefässe des Kiemendarms; *kd* = Kiemendarmhöhle; *ks* = Kiemenspalten; *lf VI* u. *lf VII* = 6. u. 7. Leitfalte der Kieme; *ns* = Nierensack; *ph* = Peribranchialräume; *pc* = Pericardialwand; *ph* = Pericardialhöhle.

2 cm dicke Niere, und die *Stomatropa villosa*, die selbst 20 cm Länge erreicht, hat einen 12 cm langen, 2 cm dicken Nierensack (Pizon).

In seinem Bau gleicht der Nierensack der Molguliden in hohem Masse den kleineren Bläschen der Cynthien. Seine Wand besteht aus einem einschichtigen cylindrischen Epithel, dessen Elemente an allen Stellen im Wesentlichen die gleiche Beschaffenheit zeigen, wenngleich sie auch an den beiden Enden des Organs in der Regel an Höhe mehr oder minder abnehmen. Diese Wandzellen sind Nierenzellen, und in ihnen entstehen, zunächst in der Nachbarschaft und wahrscheinlich unter Betheiligung des Kernes, Vacuolen, die anfänglich eine klare Flüssigkeit enthalten. In dieser werden die runden oder stäbchenförmigen oder unregelmässig geformten, mikroskopisch kleinen, festen Concretionen ausgefällt und dann nach den inneren Zellenden zu geschafft. Hier lösen sie sich in grösseren, zusammenhängenden Schichten gleichzeitig mit den Randpartien des Epithels ab und fallen in die Höhlung des Nierensackes hinein, um dann die festen Harnconcretionen allmählich zu bilden. An der Aussenseite dieses einschichtigen Drüsenzellsackes liegt häufig eine besonders zähe und resistente Bindegewebsschicht, durch welche das ganze Organ umhüllt wird und erheblich an Festigkeit gewinnt.

Im Inneren des Nierensackes findet sich häufig in der wasserklaren Flüssigkeit nur ein einziges, besonders grosses Concrement (*Molgula occulta*, *Lithonephria cugyranda*), oft aber sind sehr zahlreiche kleine vorhanden, die nur ganz lose im Harnsacke liegen, „und wenn man die *Molgula* hin und her senkt, so fallen auch die Concremente auf die entsprechende Seite, wie Sand in einem mit Wasser gefüllten Gefässe". In Uebereinstimmung mit der eben geschilderten Genese sind die Harnsteine immer mehr oder weniger deutlich concentrisch geschichtet. Am deutlichsten ist das der Fall, wenn nur ein oder wenige grosse stäbchenförmige Concremente den Sack erfüllen (Fig. 14, Taf. XXV), aber auch in den massigen und klumpigen, die am verbreitetsten vorkommen, besteht diese Schichtung. Im Centrum findet sich ein festerer Kern, die peripheren, jüngeren Theile sind weicher und zeigen ein körniges Gefüge. Im Einzelnen erweisen sich aber der Bau und die Zusammensetzung der Concremente, auch die der Stäbe, recht verwickelt und bei den verschiedenen Formen variabel. In einem Nierensack können verschieden grosse und verschieden gestaltete Harnsteine nebeneinander vorkommen.

Die Farbe der Harnconcretionen ist fast immer ein helleres oder dunkleres Braun. Manchmal herrscht ein gelblicher Ton vor (*Ctenicella rugosa*, *Molgula nana*), oder ein grünlicher; zuweilen auch ein mehr oder minder ausgesprochen rother (*Molgula macrosiphonica*). Hin und wieder sind die Nierensteine eines Thieres verschieden gefärbt; so sind z. B. bei *Ctenicella Lebruni* die einen grau, die andern schwarz, und bei *M. macrosiphonica* wechselt die Farbe zwischen Gelb und Schwarzbraun in allen Tönen. Auch kann die Färbung derselben Concretionen zu verschiedenen Zeiten verschieden sein. Bei *Molgula occulta* z. B. sind die

jungen Harnconcrementstäbe weich und braungelb, die alter Thiere hart und fast schwarz.

Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, dass nach Roule bei *Ascidiella scabra* die festen Harnablagerungen gelegentlich auch frei im Bindegewebe liegend angetroffen werden können. Es sei das, wie der französische Forscher meint, so zu erklären, dass die in den Nierenzellen gebildeten Harnconcretionen nach der äusseren Seite der Bläschen hin statt nach der inneren transportirt und abgeschieden werden. Man könnte vielleicht auch an einen Schwund älterer Nierenbläschen denken, während die Concretionen längere Zeit erhalten bleiben. Uebrigens scheinen andere Autoren solche freie Harnsteine nicht beobachtet zu haben.

Wenn wir die Molgulidenniere als die vollkommenste Form des Excretionsorgans der Ascidien betrachten, so vergleichen wir ihre Leistung nicht nur der eines Nierenbläschens der Ascidiiden, sondern der Gesammtheit dieser. Damit ist nicht gesagt, dass der grosse Nierensack phylogenetisch aus der nachträglichen Verschmelzung zahlreicher ursprünglich getrennten kleineren Bläschen hervorgegangen sein müsse. Im Gegentheil wird eine solche Annahme durch die Thatsachen der Ontogenie nicht gestützt oder nahe gelegt. Vielmehr dürfte es wahrscheinlicher sein, dass die phylogenetische Entwickelung des Nierenorgans sowohl bei Ascidiiden und Cynthien als bei Molguliden einen selbstständigen Weg eingeschlagen hat. Dann müssten wir einerseits die sich aus zahlreichen Bläschen zusammensetzenden Excretionsorgane andererseits die grossen Nierensäcke von ähnlichen Bildungen ableiten, wie wir sie oben auf der zweiten oder vielleicht auch auf der ersten Ausbildungsstufe kennen gelernt haben. Es darf aber nicht verschwiegen werden, dass die neuesten Beobachtungen Julin's (1899) über die Embryonalentwickelung der Molgulidenniere sich nicht leicht mit der phylogenetischen Entstehung des Nierensackes aus zahlreichen einzelnen oder Gruppen von mesodermalen Nierenzellen vereinbaren lassen. Denn bei *Lithonephria cugyranda* soll sich das gesammte Excretionsorgan aus einer frühzeitig im Embryo auftretenden Entodermausstülpung bilden, die in der Nähe der Stelle sich zeigt, an welcher etwas später Herz und Pericard entstehen.

e. Erst die Untersuchung des Chemismus des hier behandelten Organs hat seine physiologische Bedeutung als Niere klargestellt. Die älteren Beobachter stellten vornehmlich die Murexidprobe an. Bei *Molgula macrosiphonica* konnte Kupffer (1872) zuerst kein positives Ergebniss erhalten, wohl aber bei *Ascidia complanata* Fabr. In verdünnter Salpetersäure lösten sich die Concremente rasch vollständig auf. Der bei langsamer Verdampfung im Uhrschälchen zurückbleibende Fleck war ziemlich farblos, röthete sich aber, wenn auch nicht sehr intensiv, so doch zweifellos über Ammoniak. Die Harnconcretionen der *Ascidia meridionalis* lösen sich leicht in Salzsäure (Herdman). Später hat

Kupffer (1874) gefunden, dass auch die Concretionen der *Molgula macrosiphonica* deutliche Murexidreaction geben. Uebereinstimmende Ergebnisse erhielten auch Lacaze-Duthiers, Giard und Roule.

Viel befriedigender klärten die späteren Untersuchungen Kowalevsky's (1889) die Function und Bedeutung der Ascidienniere auf. Sie beziehen sich auf *Ascidia mentula* und eine nicht näher bestimmte *Molgula* des Schwarzen Meeres. Wird der Ascidie „Indigocarmin eingespritzt, so lagern sich in den Secretbläschen um die schon vorhandenen Concremente Krystalle des Indigocarmins ab, ganz in der Weise, wie sich dieselben bei den Mollusken um die Concremente des Bojanus'schen Organs ablagern". „Wird der *Molgula* Indigocarmin + Carmin eingeführt, so wird der Indigocarmin von den Wandungen des Harnsackes aufgenommen und abgeschieden, in demselben Lumen, wo die Concremente liegen. — Die Art der Carminabscheidung konnte ich nicht bestimmen." Aus diesen Versuchen ergab sich der Schluss, dass die Ascidienniere den Harncanälchen der Wirbelthierniere physiologisch entspricht und sich nur aus alkalisch reagirenden Zellen zusammensetzt. Es ist ja vielleicht nicht unwahrscheinlich, dass auch die Ascidien, so wie viele andere Wirbellosen, noch eine zweite, sauer reagirende Nierenpartie besitzen, die den Malpighi'schen Körperchen der Vertebratenniere zu vergleichen ist und die Ausscheidung des Carmins besorgen könnte. Indessen ist dieses Gebilde bisher nicht aufgefunden worden, und im Besonderen die Ansicht Van Beneden's, dass die Neuraldrüse ein zweites Nierenorgan sei, hat sich nicht erweisen lassen, obwohl gerade Kowalevsky's Augenmerk darauf gerichtet war. Ich habe bereits oben (p. 316) diese Frage erörtert.

XIII. Die Geschlechtsorgane.

Kein anderes Organ des Ascidienkörpers zeigt bei den verschiedenen Arten, Gattungen und Familien ein so verschiedenes Verhalten, wie die Geschlechtsorgane. Entwickelungsgeschichtlich bildet sich stets der ganze Apparat aus Mesenchymzellen, und es ist bisher nicht gelungen, den Nachweis zu führen, dass es nur besonders prädestinirte Mesodermzellen sind, die zu Sexualorganen werden können. Im Gegentheil scheinen gewisse Thatsachen darauf hinzudeuten, dass jede beliebige embryonale, noch nicht in eigenartiger Weise differenzirte Zelle im Mesenchym die Fähigkeit hat, sich an der Bildung dieses Organs zu betheiligen, wenngleich nur diejenigen in der That diese Veränderung erfahren, die an bestimmten Stellen des Körpers sich fixirt haben. Bei den durch Knospung sich vermehrenden Synascidien entwickelt zuweilen das erste aus dem befruchteten Ei entstandene Thier, das Oozooit, überhaupt keine Geschlechtszellen, zeigt sogar nicht einmal die ersten Anlagen der Geschlechtsorgane, sondern bildet sich zurück, nachdem es nur ungeschlecht-

lich Knospen erzeugt hat. Zuweilen kommen auch noch nicht einmal in dieser zweiten, sondern erst in einer späteren Generation die Geschlechtsorgane zur Entwickelung, und zwar entstehen sie auch hier aus Zellen, die mit dem Blutstrom sich bewegten und von den anderen Elementen, die Blut- oder Bindegewebszellen bleiben, sich nicht unterscheiden liessen. So erklärt es sich, wenn allenthalben im Ascidienkörper, und gleichzeitig oft an den verschiedensten Stellen, Geschlechtsproducte zur Ausbildung gelangen können und vielleicht nur die vordersten Körperenden stets von ihnen frei bleiben, weil hier zu ihrer Entfaltung keine günstigen Bedingungen gegeben sind.

1. Die Zwitterdrüsen.

a. Der Bau der Zwittergonaden und deren Auflösung in Polycarps.

Mit Ausnahme weniger Arten, die weiter unten (p. 626 fg.) eingehender besprochen sind, sind alle Ascidien Zwitter. In der Regel entwickeln sich Ovarien und Hoden in der nächsten Nachbarschaft voneinander, zumeist so nah und innig verbunden, dass sie wie ein einheitliches Organ, als eine Zwitterdrüse erscheinen. Die genauere mikroskopische Untersuchung zeigt aber stets, dass in Wirklichkeit doch immer überall scharfe Grenzen zwischen dem männlichen und weiblichen Genitalorgan bestehen und dass auch jedes seinen besonderen Ausführungsgang besitzt. Dieser kann allerdings in manchen Fällen schwinden, dann bleibt aber dennoch die Trennung des männlichen und weiblichen Theils des Zwitterorgans bestehen, und niemals entwickelt sich ein gemeinsamer Ausführungsgang für Eier und Spermatozoen. Diese scharfe Sonderung ist um so bemerkenswerther, als entwickelungsgeschichtlich die ganze Zwitterdrüse aus einer einheitlichen Anlage hervorgeht. Zunächst ist diese eine winzige Gruppe von Mesenchymzellen, die sich bald in ein einschichtiges Bläschen verwandelt. Dieses theilt sich in zwei Abschnitte, die lange miteinander zusammenhängen, füglich sich aber gänzlich trennen, wenn sie auch in unmittelbarer Nachbarschaft nebeneinander liegen bleiben.

In gewissen Gruppen, sowohl unter den einfachen wie zusammengesetzten Ascidien, liegen aber Hoden und Ovarien mehr oder minder weit voneinander getrennt, zuweilen, wie z. B. in der Michaelsen'schen Gattung *Allococarpa*, die einen links, die andern rechts, und niemals erscheinen sie dann zu Zwitterdrüsen verbunden. Die vergleichend anatomische Betrachtung lehrt uns aber eine ganz continuirliche Reihe aller möglichen Zwischenstufen kennen, die einerseits zu typischen Zwitterdrüsen, zu eng miteinander verbundenen männlichen und weiblichen Fortpflanzungsorganen, andererseits zu weit auseinander liegenden Hoden und Ovarien hinüberleiten.

Sind männliche und weibliche Drüsen zu einer Zwittergonade vereint, so ist die Anordnung und Gruppirung beider Theile bei den verschiedenen Arten und Gattungen eine sehr verschiedene. Finden sich in einem Thier mehrere Zwitterdrüsen, so gleichen sich diese stets in allen wesentlichen Zügen des Baues und im Besonderen in Bezug auf die Art und Weise, wie Hoden und Ovarien sich zum Zwitterorgane zusammenlegen, und die Unterschiede, die stets auftreten, beziehen sich auf Grösse, Form der Gonaden u. dgl. Eigenschaften. Auch die Verschiedenheiten der Geschlechtsdrüsen, die bei verschiedenen Individuen einer Art zu beobachten sind, dürften sich im Grossen und Ganzen nur in engeren Grenzen halten und sich auf die typische Form der Zusammensetzung der Zwittergonade aus Hoden- und Ovarialtheilen nicht erstrecken. Ganz ausnahmsweise mag das aber vielleicht doch der Fall sein, wenngleich ich geneigt sein möchte, die meisten derartigen Angaben früherer Autoren entweder auf irrthümliche Beobachtungen, oder darauf zurückzuführen, dass die untersuchten Ascidien falsch bestimmt und zwei Species für eine gehalten wurden. Es wird weiter unten auf einige solcher auffallenden, individuellen Verschiedenheiten der Geschlechtsorgane noch speciell verwiesen werden. Wenn aber auch der Bau der Zwitterdrüse für die Species recht constant und charakteristisch bleibt, so lässt sich doch andererseits leicht feststellen, dass innerhalb der grösseren Gruppen und häufig schon in den Gattungen sehr verschieden zusammengesetzte Zwittergonaden vorkommen können; und ebenso treten zuweilen ganz ähnliche Typen der Gruppirung von Hoden und Ovarien zum Zwitterorgan bei Arten auf, die im System weit voneinander entfernt stehen. Immerhin aber wird man in vielen Fällen die hohe systematische Bedeutung der Geschlechtsorgane uneingeschränkt anerkennen müssen.

a. Als die einfachsten Zwitterdrüsen gelten die, deren beide Theile zwar dicht nebeneinander liegen, aber doch so scharf abgegrenzt sind, dass sie sich bei sorgfältiger Präparation noch voneinander trennen lassen. Am leichtesten geschieht das, wenn Hoden und Ovarien, oder doch wenigstens die letzteren, compactere, ziemlich glattwandige Massen bilden. Das ist häufig bei Molguliden (z. B. *Molgula pyriformis*, Fig. 16, Taf. XXVI, *Ctenicella appendiculata*, *Ct. morgatae*, Fig. 19, Taf. XXVI) und auch zuweilen bei Ascidiiden der Fall. Bei diesen letzteren ist allerdings der Hoden oft sehr reich verzweigt, aber trotzdem gelingt es manchmal ganz leicht, den compacten Eierstock herauszuschälen (*Ciona intestinalis*). Auch bei vielen Molguliden liegt neben dem schlauchförmigen oder dichten traubenförmigen Ovarium ein mehr oder minder reich verzweigter Hoden (*Molgula solenota*, Fig. 15, *M. Bleizi*, Fig. 18, Taf. XXVI, *Eugyra arenosa* etc.), der sich aber zuweilen so innig mit jenem verbinden kann, dass eine Trennung beider ohne jede Verletzung sich kaum ausführen lässt.

Fester und inniger gestaltet sich die Vereinigung der Hoden und Ovarien zur Zwitterdrüse, wenn beide traubenförmig oder verzweigt, und

alle Einzeltheile miteinander verwachsen sind. Das tritt häufig bei Cynthien ein, und das gegenseitige Verhalten der männlichen und weiblichen Partien kann dann in den einzelnen Beeren der Geschlechtstraube ein recht verschiedenes sein. Die beiden Theile können entweder annähernd gleiche Ausdehnung haben und fest verbunden nebeneinander liegen, so dass die Hoden die eine, die Ovarien die andere Seite der Zwitterdrüse bilden (z. B. *Cynthia morus*), oder die Hodenläppchen breiten sich blattartig um die einzelnen Ovarialbläschen aus und beginnen, sie mehr oder minder vollständig zu umhüllen, so dass füglich nur die Mitte jeder Beere einer Gonadentraube von Eimaterial erfüllt wird, während peripher fast allenthalben Hodenmasse liegt. Doch dürfte diese Umwachsung wohl kaum jemals eine vollkommene sein, sondern stets scheint an bestimmten Stellen die weibliche Drüsensubstanz frei an die Oberfläche zu treten (vgl. für *Cynthia haustor* Textfig. 138, p. 641). Uebrigens verhalten sich in dieser Beziehung nicht alle Theile ein und derselben Zwittergonade ganz gleichartig, sondern es scheint die Menge des Hodenmaterials zu wechseln und sich dementsprechend entweder nur auf einer Seite des Ovarialbläschens auszubreiten, oder kappenförmig weiter vorzuschieben, so dass die Hodensubstanz auch auf die andere Seite hinübergreift. Die Abbildungen, die Lacaze-Duthiers und Delage vom Geschlechtsapparat der *Cynthia morus* gegeben haben, zeigen solche Verschiedenheiten.

Eine derartige Umwachsung des weiblichen Materials durch das männliche, wie sie eben für die einzelnen Theile einer Geschlechtstraube beschrieben wurde, tritt gelegentlich auch ein, wenn das Ovarium einen ziemlich glatten Schlauch darstellt; und die Folge ist dann, dass der ganze Eierstock central zu liegen kommt, während peripher die Hodenmasse liegt. In der Regel bedeckt die Hodenschicht das Ovarium nur sehr unvollkommen, indem sie sich, wie oben erwähnt wurde, nur auf einer Seite desselben ausbreitet. Bei *Molgula occulta* lagern die Hoden hauptsächlich an der Hinterwand des Eierstocks, erstrecken sich aber auch als eine dünnere, unvollkommene Schicht über seine äussere Wand und einen ganz kleinen Theil der inneren. Vielleicht noch etwas vollkommener ist die Umhüllung bei *Styela gyrosa* und besonders bei *St. canopoides*, bei der, wie Heller (1877) beschreibt, die Ovarialschläuche von kurzen, meist gelappten Hodenschläuchen rings umgeben sind, besonders aber am Hinterende. Das Gleiche berichtet Drasche (1884) für *Styela clava*, während die Abbildungen allerdings nur zwei das Eierstocksband begleitende Hodenstreifen erkennen lassen. Auch bei Ascidiiden (*Ascidia mentula*, *Ciona intestinalis*) kann das Ovarium mehr oder minder tief in die Hodenmasse eingesenkt sein.

Eine oft sehr weitgehende Ueberdeckung der Ovarien durch Hoden tritt bei manchen Molguliden ein, wenn in jeder Zwitterdrüse neben dem einheitlichen Eierstock zahlreiche getrennte oder zu einer Masse miteinander verwachsene Hoden vorkommen. Es wird weiter unten in dem

die Hodenzahl behandelnden Abschnitt noch näher ausgeführt werden, dass zuweilen am Ovarium eine umfangreiche männliche Drüsenmasse liegt, die zahlreichere Vasa deferentia entspringen lässt und wahrscheinlich ebenso vielen, ursprünglich gesonderten Hoden entspricht, als Ausführungscanäle vorhanden sind. Bei *Eugyriopsis Lacazei* Roule bildet diese Hodenmasse eine Platte, die mantelartig einen grossen Theil, und zwar namentlich die innere Seite, des Ovariums umhüllt (Fig. 17, Taf. XXVI), und ähnlich ist es bei *Ctenicella rugosa* und *Molgula simplex*, wie überhaupt vielfach bei den Molguliden die Ovarien mehr nach aussen, die Hoden mehr nach innen zu gelagert erscheinen. Viel vollständiger ist das Ovarium durch die zahlreichen, ziemlich scharf gesonderten Hoden bei *Molgula oculata* und *M. roscorita* umhüllt, wenngleich auch hier die männliche Substanz noch keinen vollständig geschlossenen, cylindrischen Mantel darstellt.

Ganz ähnlich wie diese zuletzt genannten *Molgula* verhält sich unter den Styelinen die *Styelopsis grossularia*. Die zahlreichen Hoden, die an dem einzigen, langen, schlauchförmigen Eierstock sitzen, umgeben, wenigstens zur Zeit der vollsten männlichen Geschlechtsreife, die weibliche Drüse an der Aussenseite, ventral und dorsal ziemlich vollständig, lassen aber stets an der inneren, dem Peribranchialraum zugekehrten Wand eine breite Zone frei, in der die Vasa deferentia verlaufen und die männlichen Geschlechtsöffnungen sich finden (Textfig. 141).

Eine ganz ähnliche Reihe von verschiedenen Formen der Zwitterdrüsen, die eine immer innigere Vereinigung der männlichen und weiblichen Theile aufweisen, lässt sich übrigens auch für die Ascidien zusammenstellen, die sehr zahlreiche Gonaden (sog. Polycarps) besitzen (Polystyelidae: *Polycarpa* und Verwandte). Diese Polycarps, die, wie weiter unten gezeigt werden soll, wahrscheinlich durch Auflösung grosser Gonadenschläuche entstanden sind, bestehen gewöhnlich aus einem compacten, ziemlich glattwandigen Ovarium, dem sehr verschieden geformte Hoden an- und aufliegen. Zuweilen sind die Hoden ebenfalls glatte Schläuche oder länglichrunde Körper, deren Läppchen so fest aneinander gepresst sind, dass die Oberfläche fast glatt erscheint (*Polyzoa pictonis*, Fig. 10, Taf. XXVI, und alle andern *Polyzoa* Michaelsen's, *Goodsiria coccinea* Cunn.). Zumeist aber liegen an dem Eierstock mehr oder minder reich verzweigte Hoden, die nach den in Fig. 9, Taf. XXVI und Textfig. 143 abgebildeten Typen gebaut sind. Vergrössern sich die Hoden, so liegen sie dann nicht nur einseitig der weiblichen Drüse auf, sondern sie umwachsen diese und dehnen sich auch auf die entgegengesetzte Seite aus. Der Eierstock erhält dadurch eine mehr centrale Lagerung (*Polycarpa tuberosa*, Fig. 13, Taf. XXVI, *P. rustica*). Uebrigens giebt es auch Polycarps mit verzweigten Ovarien (z. B. *Synstyela* [*Gynandrocarpa*] *monocarpa* Sluiter, bei der allerdings die Gonadenzahl bis auf eine reducirt ist).

b. Während die bisher angeführten Beispiele uns zeigten, wie die Aus-

bildung einer normalen Zwitterdrüse erfolgt, lehren uns andere Arten eine fortlaufende Reihe solcher Stadien kennen, die zu einer Auflösung der Zwittergonaden in gesonderte, selbstständige Hoden und Ovarien hinführen. Ein solcher Process hat sich phylogenetisch in mehreren Gruppen selbstständig und unabhängig vollzogen und zwar bei Cynthideen (Styelinen), Molguliden und unter den Synascidien besonders bei den Polystyeliden.

Bei den Molguliden scheint die Auflösung am wenigsten weit vorgeschritten, und Hoden und Ovarien bleiben stets, auch wenn sie auseinander gerückt sind und sich nicht mehr berühren, in nächster Nachbarschaft liegen, so dass viele Autoren, allerdings, wie mir scheint, mit wenig Recht, die Bezeichnung als Zwitterdrüsen festhalten. Schon bei den oben angeführten *Ctenicella appendiculata* und *Ct. morgatae* war die Verbindung zwischen den Hoden und Eierstöcken gerade keine besonders innige (Fig. 19, Taf. XXVI). Bei *Ctenicella tumulus* rücken beide Drüsen noch weiter ab, und bei *Gamaster dakarensis* (Textfig. 145) berühren sich die hintersten Hodenschläuche nur noch eben mit dem Endabschnitt des Ovariums. Gleichzeitig erfolgte bei *Gamaster* eine Auflösung der Hodenmasse in zahlreiche (10 resp. 12) selbstständige Hoden, über die weiter unten noch eingehender berichtet ist. Noch weiter rücken die männlichen und weiblichen Drüsen bei *Molgula siphonalis* auseinander, sie sind nach Hartmeyer (1899) „jederseits vollkommen getrennt". Der zweilappige Hoden besitzt mehrere gesonderte Vasa deferentia, aber eine Trennung der Drüsenmasse selbst in einzelne selbstständige Hoden ist nicht erfolgt.

Ganz besonders lehrreich für die fortschreitende Auflösung der Zwitterdrüse in eine gesonderte männliche und weibliche Partie sind die Styelinen, bei denen die Geschlechtsapparate so überaus mannigfaltig gestaltet sind, wie vielleicht in keiner anderen Familie der Ascidien. Als ursprünglich typisch könnten wohl solche Zwittergonaden gelten, deren langes, schlauchförmiges Ovarium mit zahlreichen Hodenbläschen bedeckt ist, die aber alle durch einen gemeinsamen, neben dem Oviduct verlaufenden Samenleiter zu einem Hoden zusammengefasst werden. Die Auflösung dieser grossen Zwittergonaden betrifft entweder nur die Hoden oder beide Geschlechtsdrüsen. Das erstere findet sich nach den allerdings nicht unwidersprochen gebliebenen Angaben von Lacaze-Duthiers und Delage bei einigen *Styela*. In der *St. armata* (Textfigur 121, p. 500) theilt sich jederseits die Hodenmasse in ungefähr ein halbes Dutzend ungleich grosser selbstständiger Stücke, bei *St. variabilis* erfolgt eine Zersplitterung des männlichen Keimmaterials in mehr als 80 kleine Hodenschläuche (Fig. 1 u. 20, Taf. XXVI), während die grossen Ovarialschläuche jederseits in der Ein- oder Zweizahl bestehen bleiben. Eine Trennung in zahlreiche kleine Gonaden, die aber alle aus einem männlichen und weiblichen Theil bestehen, tritt bei einigen anderen *Styela*, vor allem aber bei der Gattung *Polycarpa* ein. Bei

P. varians ist die Auflösung zum Theil noch nicht vollzogen, denn neben kleineren Zwitterpolycarps liegen noch sehr lange, miteinander durch Seitenäste verwachsene Zwitterschläuche, die eine grössere Zahl Geschlechtsöffnungen besitzen. *P. comata* hat bereits normale Polycarps ausgebildet, deren jedes nur ein Vas deferens und einen Oviduct trägt, aber die Drüsen sind nur wenig zahlreich und verhältnissmässig gross. In der *P. tenera* verhalten sich die Polycarps ebenso, sie liegen aber, wenigstens die reifen Gonaden, jederseits ventral nahe beim Endostyl in einer Reihe hintereinander, während zwischen ihnen, etwas mehr dorsalwärts jüngere, in Bildung begriffene Zwitterdrüsen stehen. Stellt man sich vor, dass diese Polycarps sich vergrössern und miteinander verwachsen, so erhält man eine lange, schlauchförmige Zwitterdrüse jederseits, etwa von der Art, wie sie bei *Styelopsis* vorkommt. Bei anderen *Polycarpa* (*P. tuberosa*, *P. rustica* u. s. w.) findet man sehr zahlreiche, ziemlich gleichartige Polycarps fast über die ganze Leibeswand vertheilt.

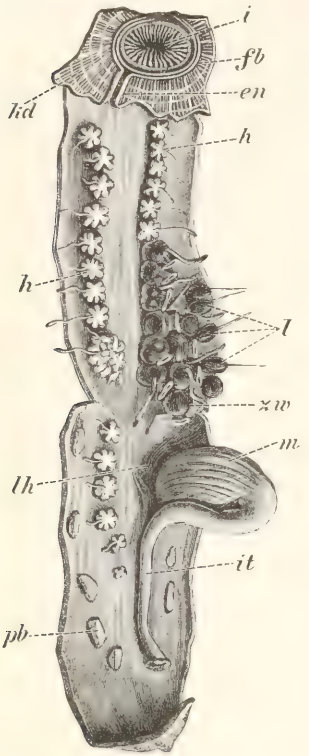
Einen anderen Weg der Entwickelung haben die Gonaden zweier Ascidien eingeschlagen, die früher zur Gattung *Polycarpa* gestellt, von Lacaze-Duthiers und Delage aber als zwei neue Gattungen beschrieben wurden: *Heterocarpa glomerata* und *Stolonica aggregata*.

Bei *Heterocarpa glomerata* kommen keine grossen Gonadenschläuche mehr vor, sondern nur kleine Polycarps; diese sind aber durchweg rein eingeschlechtlich und auf die beiden Körperseiten so vertheilt, dass links die Hoden, rechts die Ovarien liegen, und zwar treten die Geschlechtsdrüsen nur ventral, nahe beim Endostyl, im Mesoderm der Leibeswand auf. Es finden sich etwa 8—10 kugelige, zur Zeit der Geschlechtsreife blutrothe, $^2/_3$ mm grosse Ovarien, die immer nur 1 oder 2 Eier gleichzeitig reifen lassen. Links liegen ungefähr 10 eiförmige, gelblichrothe und mit langem Vas deferens versehene Hodenbläschen.

Ganz eigenartig verhalten sich die Gonaden bei *Stolonica aggregata*. Sie sind in zwei Reihen angeordnet, die ventral rechts und links neben dem Endostyl verlaufen. Die rechte Reihe hört am Hinterende des Thieres auf, die linke dagegen setzt sich auf die Dorsalseite der Leibeswand fort, an der man etwa $^1/_2$ Dutzend rein männlicher Drüsen antrifft. Diese dorsale Gruppe ist als eine besondere dritte Gonadenreihe aufgefasst worden. Die ventrale linke Reihe enthält ungefähr 10, die rechte über ein Dutzend, 12—15 Drüsen. In allen links gelegenen Gonaden sind nur männliche Geschlechtsproducte nachgewiesen worden, ebenso in den vordersten der rechten Reihe. Die Hoden bestehen aus 4—10, in einer Rosette angeordneten Follikeln, messen 0,5—1,2 mm und tragen einen 0,5—2 mm langen Samenleiter (Fig. 6, Taf. XXVI). Die hintersten Gonaden der rechten Reihe sind Zwitterdrüsen und haben einen Durchmesser von 1—1,5 mm. Ihr weiblicher Theil enthält nur wenige (1—3) reife oder nahezu reife Eier, die als rothe, kugelige Gebilde hervorspringen, und besitzt einen kurzen, aber breiten jagdhornförmigen Eileiter. Der männ-

liche Theil fällt auf den ersten Anblick durch den besonders langen, am Endabschnitt rothgefärbten Samenleiter auf, während der drüsige Abschnitt auf vorgeschrittenen Stadien der Rückbildung dem Ovarium dicht anliegt oder auch schon gänzlich fehlt (Figur 5, Tafel XXVI). Die unmittelbar vor diesen Zwittergonaden liegenden Drüsen gleichen fast ganz den Hoden, nur kann man an ihnen bereits einen allerdings nur kurzen, trichterförmigen Eileiter erkennen. Lacaze-Duthiers und Delage, die diesen Geschlechtsapparat eingehend beschrieben haben, sind der Ansicht, dass die Gonaden zuerst als Hoden thätig sind, dass später erst der weibliche Theil zur Ausbildung gelangt, während der männliche allmählich schwindet. Das kann aber meines Erachtens nicht für alle, sondern nur für die hintersten Gonaden der rechten Seite Geltung haben, denn alle andern wurden doch stets, auch in alten Thieren, immer nur als männliche Drüsen beobachtet. Wir hätten demnach hier die merkwürdige Erscheinung, dass neben rein männlichen Gonaden nur Zwitterdrüsen, aber keine rein weiblichen Gonaden vorkommen.

Fig. 134.



Geschlechtsapparat und Darm der *Stolonica aggregata*, nach Eröffnung des Thieres und Entfernung des Kiemendarms.
(Nach Lacaze-Duthiers und Delage.) $^4/_1$.
en = Endostyl; *fb* = Flimmerbogen; *h* = Hoden; *i* = Ingestionsöffnung; *it* = Intestinum; *kd* = Kiemendarm; *l* = geschwänzte Larven im Peribranchialraum; *lh* = Leibeshöhle um den Darmtractus; *m* = Magen; *pb* = Parietalbläschen; *zw* = Zwitterdrüsen.

c. Auch bei den Synascidien und Socialen muss, so wie bei den bisher behandelten Monascidien, die Zwitterdrüse als die weitaus verbreitetste Form, in der die Geschlechtsorgane auftreten, angesehen werden. Bei Claveliniden, Perophoriden, Distomiden, Didemniden,

Diplosomiden und Polycliniden erscheint sie fast durchweg in typischer Gestalt und in der Einzahl. Die Drüsenabschnitte der Hoden und Ovarien liegen theils nebeneinander, so dass beide auf den Querschnitten, die durch die Region der Geschlechtsorgane ausgeführt werden, jederzeit nachzuweisen sind, oder sie liegen dicht hintereinander. Im ersteren Fall lassen sich in ähnlicher Weise, wie wir es oben bei verschiedenen Monascidien beobachten konnten, Stadien einer immer innigeren Verwachsung von Hoden und Ovarien, beziehungsweise eine Umhüllung des einen Drüsentheils durch den anderen feststellen. Häufig verhalten sich aber nicht alle Abschnitte der Gonade in Bezug auf die gegenseitige Lage der beiden Drüsenarten vollkommen übereinstimmend, sondern es kommt vor, und zwar besonders dann, wenn die Geschlechtsorgane lange Schlauchform angenommen haben, dass vorn oder hinten die Ovarien fast ganz im Hoden eingebettet sind, während sie an anderen Stellen ziemlich getrennt nebeneinander liegen. Das Letztere sieht man z. B. in Fig. 3, Taf. VIII für *Clavelina* abgebildet, bei der je nach dem Füllungszustand der Gonaden bei verschiedenen Thieren und zu verschiedenen Lebenszeiten die Hoden und Ovarien ganz scharf voneinander abgesetzt oder ziemlich fest miteinander verwachsen sind, so dass der Eierstock zuweilen nur die vordere dorsale Medianzone der einheitlichen Zwitterdrüse zu bilden scheint. In der gleichen Höhe nebeneinander liegen zumeist auch die Hoden und Ovarien der Distomiden, Didemniden und Diplosomiden, doch verschieben sich zuweilen auch die männlichen und weiblichen Drüsen, sodass die eine — meist die weibliche — ihrer Hauptmasse nach oder auch ganz vor die andere zu liegen kommt. Die Zusammengehörigkeit zu einer Zwitterdrüse wird aber stets dadurch gewahrt, dass Vas deferens und Oviduct, wenn dieser nicht fehlt, dicht nebeneinander verlaufen, das erstere von letzterem zum Theil umhüllt.

Bei den Polycliniden liegen Hoden und Eierstöcke in der Regel hintereinander, doch so, dass das Hinterende der vorderen Drüse mehr oder minder weit in den vorderen Bereich der hinteren hineinreicht. Dadurch bleibt der Charakter einer Zwitterdrüse gewahrt, und überdies verlaufen die beiden Ausführungsgänge so dicht aneinander geschmiegt, das Vas deferens in der Regel in den Oviduct eingesenkt, dass sie lange Zeit nur für einen einzigen Canal angesehen wurden. Zumeist findet sich die Hauptmasse des Hodens im Postabdomen hinter dem Eierstock; doch kommt bei manchen Arten auch eine umgekehrte Lagerung vor. So erwähnt z. B. Ritter (1899), dass bei *Polyclinum pannosum* das Ovarium hinter dem Hoden liege, und ebenso trifft man es bei *P. arenosum*, *P. insulum* nach Sluiter (1898); und auch bei *P. globosum* Ritter*), bei dem allerdings männliche Drüsen überhaupt nicht beobachtet

*) Dieses von Ritter (1899) als eine neue, an der nordamerikanischen Küste des pacifischen Oceans lebende Art beschriebene *Polyclinum* ist mit der von Herdman unter

wurden, liegt der Eierstock unmittelbar vor dem Herzen, am Hinterende des Postabdomens. Bei anderen *Polyclinum* reichen die Ovarien bis vor den Hoden, oder sie breiten sich nur neben diesem aus (*P. fungosum* Herd.). Das auffallendste aber ist, dass bei manchen *Polyclinum* die gesammte Zwitterdrüse sich nach vorn verschieben, das Postabdomen verlassen und im Abdomen bis zur Darmschlinge vorrücken kann (*Polyclinum clara*, *P. giganteum*, *P. globosum* Herdman, 1899). Männliche und weibliche Drüsentheile liegen dann entweder nebeneinander, oder der Hoden folgt dem Eierstock. Eine ähnliche Verschiebung der Gonade nach vorn erfolgt auch bei einigen *Amaroucium*. Normaler Weise liegt bei dieser Gattung die Geschlechtsdrüse im Postabdomen, und zwar weiter vorn das Ovarium, die Hoden mehr hinten. Bei *A. kincaidi* beginnt das Ovar unmittelbar hinter der Darmschleife, bei *A. pribilovense* ragt diese mit ihrem hintersten Ende noch in den Bereich des Eierstocks hinein (Ritter).

Bei einigen wenigen polyclinidenähnlichen Synascidien rücken Hoden und Ovarien etwas weiter voneinander ab, und die ersteren treten nach vorn vollständig in das Abdomen über und umgeben die Darmschlinge, die letzteren bleiben im Postabdomen liegen, ohne dass es bisher gelungen wäre, einen ausführenden Oviduct nachzuweisen (*Sigillina australis*, *Polyclinopsis Haeckeli*). Auf Grund dieser eigenthümlichen Lage der Geschlechtsdrüsen haben Gottschaldt und später auch Caullery eine neue Synascidienfamilie „Polyclinopsidae“ aufgestellt, in der diese beiden Ascidien untergebracht werden.

Während in diesen zuletzt erwähnten Fällen die einzige Zwitterdrüse sich in ein gesondertes Ovarium und einen selbstständigen Hoden zerlegt hat, erscheinen bei Botrylliden — *Symplegma* ausgenommen — und Polystyeliden paarige Gonaden, die sich selbst wieder in zahlreiche Polycarps oder in selbstständige getrennte Hoden und Eierstöcke auflösen können, in einer ganz ähnlichen Weise, wie wir es oben bei gewissen Styelinen beobachtet haben. Unter den Botrylliden fällt häufig eine Trennung der männlichen und weiblichen Drüsentheile auf. Zwar sprechen die Autoren fast ausnahmslos hier nur von Zwittergonaden, allein zumeist besteht doch schon auf jüngeren Stadien eine sehr scharfe Sonderung des Hodens und des Ovarialtheils (Fig. 11, Taf. XXVI). Auch dieser letztere löst sich in kleine Einzelovarien auf, deren jedes nur ein Ei besitzt, das durch einen eigenen kurzen Eileiter mit der Peribranchialwand verbunden ist. Demnach glaube ich, dass es gerechtfertigter sein möchte, bei geschlechtsreifen *Botryllus* und verwandten Formen (Fig. 1, Taf. XI) nicht nur eine Zwittergonade jederseits anzunehmen, sondern eine bestimmte Anzahl getrennter Ovarien und Hoden.

dem gleichen Namen und gleichzeitig als neu angeführten Form, die aus dem Museum von Sydney stammt, nicht identisch, denn bei dieser liegen die Geschlechtsorgane in der Darmschleife im Abdomen.

Unter den Polystyeliden finden sich ebenfalls an Stelle grosser Gonadenschläuche kleinere Polycarps in wechselnder Zahl und Vertheilung vor. Ueber die Zahl der Geschlechtsdrüsen geben weiter unten die beiden Abschnitte, die die Zahl der Ovarien und Hoden behandeln, genügenden Aufschluss. Die Sonderung in die Polycarps erfolgt auf zwei verschiedene Weisen. Entweder bilden sich nur kleine zwitterige Polycarps, oder es entstehen getrennt geschlechtliche Drüsen. Die Zwitterpolycarps zeigen ein sehr verschiedenes Aussehen, worauf schon oben (p. 617) hingewiesen worden ist: Hoden und Ovarien liegen aber stets in engster Nachbarschaft, häufig fest miteinander verbunden. Loser ist ihre Verbindung gewöhnlich dort, wo die Hoden aus zwei ziemlich scharf getrennten Abschnitten bestehen (*Gynandrocarpa* Michaelsen's, *Diandrocarpa*, z. Th. *Synstyela*). Eingeschlechtliche Polycarps entwickeln sich bei *Chorizocormus* und *Allococarpa* Mich., bei einigen *Synstyela* und *Goodsiria*. Ob überall die Hoden und Ovarien, wo sie vollkommen voneinander getrennt sind, eine ganz bestimmte Stellung haben, ist aus den gegenwärtig vorliegenden Beschreibungen der Autoren mit Sicherheit nicht zu entnehmen. Alle Arten der Gattung *Allococarpa* aber scheinen die Hoden stets nur auf der linken, die Ovarien auf der rechten Seite zu tragen.

b. Die Reifung der Geschlechtsdrüsen. Dichogamie.

Es ist in dem vorhergehenden Abschnitt ausgeführt worden, wie die normale Zwitterdrüse der Ascidien bei verschiedenen Arten verschiedener Gruppen sich entweder in zahlreiche getrennte zwitterige Polycarps oder in gesonderte Hoden und Ovarien auflösen kann, und wie zuweilen die Sonderung der eingeschlechtlichen Drüsen so weit geht, dass die eine Körperseite ausschliesslich männliche, die andere nur weibliche Gonaden führt. Als ein weiteres Vorschreiten dieser Differenzirung der Geschlechtsdrüsen müsste es angesehen werden, wenn die Hoden und Ovarien nicht bloss auf verschiedene Seiten eines Thieres, sondern auf verschiedene Individuen vertheilt wären, und in der That sind mehrere Arten als getrennt geschlechtlich angeführt worden. Ja es giebt einige Species, von denen man bisher überhaupt nur männliche oder nur weibliche Individuen kennt. Allerdings sind das solche Arten, die nur in sehr wenigen Exemplaren, oder auch nur in einem einzigen beobachtet wurden. Die Möglichkeit, oder selbst die Wahrscheinlichkeit, dass bei einzelnen Arten in dieser oder jener Ascidiengruppe Gonochorismus aus ursprünglichem Hermaphroditismus sich entwickelt haben könnte, wird nicht zu bestreiten sein, und ebenso liesse es sich dann leicht verstehen, dass bei gewissen stockbildenden Ascidien, die bereits gonochoristisch sind, die Trennung der Geschlechter so weit geht, dass in jedem Stock entweder nur männliche oder weibliche Thiere vorhanden sind. Das Vorkommen solcher diöcischen Ascidienstöcke ist auch mehrmals behauptet worden, und ich bin weit entfernt, es in Abrede stellen zu wollen. Nur möchte ich

hier darauf aufmerksam machen, dass die vorliegenden Angaben über Gonochorismus und Diöcie doch immer noch eine andere Deutung zulassen.

Fast immer entwickeln sich in jeder Ascidie männliche und weibliche Geschlechtsproducte gleichzeitig oder doch nur so wenig zeitlich verschieden, dass bei der Untersuchung geschlechtsreifer Thiere die Zwitternatur der Gonaden sehr leicht festzustellen ist. Zuweilen aber reifen die Hoden und Ovarien zu recht erheblich verschiedenen Zeiten nacheinander, eine Erscheinung, die weit verbreitet im Thier- und Pflanzenreich vorkommt und unter dem Namen Dichogamie allgemein bekannt ist. In diesen Fällen liegt die Gefahr sehr nahe, dass der erst unvollkommen und sehr wenig umfangreich ausgebildete Theil des Zwitterapparats völlig übersehen und das in Wirklichkeit hermaphroditische Individuum für ein gonochoristisches gehalten werden könne. Es werden daher nur solche Angaben der Autoren als beweisend gelten dürfen, die sich auf tadellos conservirtes Material und vollständige Schnittserien stützen.

Die Dichogamie der Ascidien tritt bei verschiedenen Arten und Gattungen in verschiedener Weise in Erscheinung. Vielleicht in der Mehrzahl der Fälle kennzeichnet sie sich durch ein Vorauseilen der Reife der männlichen Geschlechtsorgane. So findet man z. B. in *Perophora*-Knospen, deren Zwitterapparat ungefähr dem in Fig. 3, Taf. XXVI abgebildeten Stadium gleicht, fast immer bereits reife Spermatozoen, während selbst die ältesten Eier des Eierstockes noch sehr klein und von dem Stadium der Richtungskörperbildung weit entfernt sind. Aehnlich verhalten sich noch zahlreiche andere einfache und zusammengesetzte Ascidien z. B. *Paramolgula guttula* (Michaelsen), *Circinalium concrescens* (Drasche), *Coelocormus* (Herdman). Die Production reifer Spermatozoen erstreckt sich aber fast immer über einen längeren Zeitraum und ist nicht auf die Jugendzeit beschränkt. Daher erscheinen später die anfänglich männlichen Thiere zumeist als normale Zwitterformen.

Häufig wird das umgekehrte Verhalten beobachtet, dass die Reife der weiblichen Zeugungsstoffe früher eintritt, als die der männlichen. Ein solches Vorkommen hatte bereits Krohn (1869) für manche Botrylliden festgestellt. Reife Eier finden sich hier schon frühzeitig in noch jugendlichen Knospenthieren, während die Hoden erst so spät sich entwickeln, dass eine Selbstbefruchtung ausgeschlossen erscheint. Die mit Geschlechtsorganen oder mit den Anlagen zu Zwitterorganen ausgestatteten, durch Knospung entstandenen Thiere entwickeln aber gleichzeitig selbst wieder Knospen, und auch in diesen reifen zuerst die Eier und erst später die Hoden. So kann hier der Fall eintreten, dass die Zeit der Eireife des Tochterthieres mit der Production reifer Spermatozoen im Mutterthier zusammenfällt, und dann ist die Möglichkeit geboten, dass in der That die Befruchtung in einer solchen Weise

erfolgt, dass das Elternthier die Eier des Tochterthieres besamt. Wenn also auch das Auftreten der Dichogamie bei diesen stockbildenden Ascidien die Selbstbefruchtung der einzelnen Zwitterthiere unmöglich macht, so wird doch durchaus nicht strengste Inzucht vermieden; im Gegentheil wird diese durch die eben erwähnte Form der Dichogamie geradezu begünstigt. Bei anderen Tunicaten, namentlich bei Salpen, wird auch die Inzucht ausgeschlossen, und zwar dadurch, dass alle Individuen eines Stockes gleichzeitig in demselben Sinn ihre Zwitteranlagen dichogam beeinflusst zeigen, d. h. also alle zu einer bestimmten Zeit entweder als ♀ oder ♂ functioniren.

In Bestätigung der älteren Angaben Krohn's ist neuerdings für eine ganze Reihe Botrylliden und auch andere Synascidien ein Vorauseilen der weiblichen Geschlechtsreife beobachtet worden. So z. B. bei *Botrylloides fulgurale, B. leptum, Sarcobotrylloides Wyvilli, Polycyclus Jeffreysi, Colella Thomsoni, C. ramulosa, Tylobranchion* (Herdman), *Aplidium asperum* (Drasche), *Polyclinum clava, Psammaplidium lobatum, Ps. incrustans* (Herdman), die Gattung *Botryllus*. Auch hier, wo Protogynie herrscht, dürften die meisten Thiere, wenigstens während einer kurzen Lebensperiode, einen in beiden Abschnitten thätigen Zwitterapparat führen. Denn es wird wohl nur in sehr seltenen Fällen eintreten, dass bereits die letzten Eier des Eierstocks gereift und abgestossen sind, wenn die ersten Spermatzoen im Hoden zum Vorschein kommen. Zur Zeit der vollsten Hodenreife ist aber die des Ovariums in demselben Thier sicher schon vorüber. Daher hat man in dem ursprünglich zwitterig angelegten Geschlechtsapparat dieser Formen häufig nur noch die Hoden angetroffen, sei es, dass die Ovarialreste übersehen wurden, sei es, dass sie überhaupt nicht mehr vorhanden, sondern bereits vollständig rückgebildet waren; dagegen bewiesen Embryonen und geschwänzte Larven in den Peribranchialräumen und in der Cloake, dass eine Periode weiblicher Geschlechtsreife bereits vorhergegangen sein musste (*Psammaplidium lobatum, Ps. incrustans*). In den Stöcken, in denen alte und junge Thiere nebeneinander liegen, lehrt in der Regel eine einfache Vergleichung der verschiedenen Altersstadien den Entwickelungsverlauf des zwitterigen Geschlechtsapparates kennen.

Schon aus den oben angeführten Beispielen geht hervor, dass die Dichogamie nicht immer bei allen Arten einer Gattung in ganz gleicher Weise ausgebildet ist. Viele Species der oben erwähnten Gattungen sind stets oder doch sicher während der längsten Zeit ihres Lebens normale, typische Hermaphroditen, in denen reife Eier und Spermatozoen gleichzeitig producirt werden (*Polycyclus Lamarcki, Colella concreta*, die meisten *Aplidium, Polyclinum* und *Psammaplidium*). Uebrigens verhalten sich auch nicht immer alle Individuen einer Species ganz gleichartig, denn zuweilen reifen bei den einen Hoden und Ovarien gleichzeitig, während bei den anderen in Folge rascherer Entwickelung der Eier sich Dichogamie ausbildet (*Aplidium asperum*).

Es ist eben ausgeführt worden, dass bei vielen Ascidien nur ein scheinbarer Gonochorismus besteht, denn in Wirklichkeit functionirt ein jedes Thier männlich und weiblich, und nur in Folge der dichogamen Entwickelung des Zwitterapparates erscheint der Hermaphroditismus auf den ersten Anblick verdeckt. Eine genauere Beobachtung der Stöcke liess stets die wahren Verhältnisse erkennen. In zahlreichen anderen Fällen wurden aber bisher stets nur eingeschlechtliche Individuen beobachtet, und zwar entweder nur weibliche Thiere (*Molgula graphica*, *Polyclinum globosum* nach Ritter, *Goodsiria pedunculata*, *Sarcobotrylloides pannosum*, *Psammaplidium exiguum* nach Herdman), oder nur männliche (*Heterotrema Sarasinorum* nach Fiedler, *Colella Quoyi*, *C. Murrayi*, *Leptoclinum speciosum*, *L. propinquum*, *L. neglectum*, *L. Carpenteri*, *L. japonicum*, *Sarcobotrylloides purpureum*, *Polyclinum nigrum* nach Herdman). Es ist immerhin, wie schon oben angedeutet wurde, nicht unmöglich, dass, wenn auch nicht bei allen, so doch bei manchen dieser und bei anderen Arten in der That ein jedes Thier immer nur eingeschlechtliche, entweder männliche, oder weibliche Genitalorgane ausbildet. Wahrscheinlicher dürften sich aber auch die meisten dieser Fälle aus Dichogamie ursprünglicher Zwitterformen erklären. Es liegt sehr nahe, das gleiche auch für *Leptoclinum albidum* anzunehmen. Von diesem hat Herdman zwei Varietäten unterschieden; die eine, Var. *lutcolum*, ist in normaler Weise zwitterig ausgebildet, die andere, Var. *grande*, soll nur Hoden besitzen. In anderen Fällen dagegen ist nur die embryonale Anlage zu einem Zwitterorgan vorhanden; zur vollen Ausbildung gelangt aber in jedem Individuum immer nur entweder der männliche, oder der weibliche Theil, und jedes Thier functionirt daher nur gonochoristisch. Die Verhältnisse liegen bei diesen Ascidien ganz ähnlich, wie bei gewissen Turbellarien; bei diesen war ebenfalls ursprünglich Hermaphroditismus vorhanden, durch partielle Rückbildung der männlichen oder weiblichen Keimanlagen entstanden aber getrennt geschlechtliche Thiere. Caullery beschreibt diesen Vorgang auch für *Distaplia magnilarva*. Merkwürdig ist aber hier der Umstand, dass alle Individuen eines Stockes sich darin vollkommen gleichen, dass sie alle entweder nur die Ovarien, oder die Hoden zur Reife gelangen lassen. Die Folge ist, dass die Cormen diöcisch entwickelt sind, und dasselbe ist für manche *Colella* beobachtet worden (Herdman, Caullery). Bemerkenswerth erscheint es aber, dass nicht alle Stöcke derselben Species sich übereinstimmend verhalten, und dass Diöcie häufig, aber nicht immer, auftritt. So hat z. B. Uljanin bei *Distaplia magnilarva* festgestellt, dass gelegentlich auch zuerst die Hoden sich entwickeln und Spermatozoen produciren und dann erst die Ovarien sich ausbilden, während die männlichen Keimdrüsen schwinden. Dann herrscht also Dichogamie und nicht Diöcie der Stöcke. Andere Arten *Distaplia* verhalten sich wieder anders. *Distaplia occidentalis* soll stets in der normalen Weise zwitterig ausgebildet sein (Bancroft), während von *D. confusa* überhaupt nur weibliche Stöcke bekannt sind (Ritter).

Vielleicht sind bei dieser letzteren Species die Geschlechtsorgane ebenfalls immer nur streng diöcisch vertheilt, und es ist nur ein Zufall, dass männliche Stöcke bisher nicht beobachtet wurden; vielleicht aber liegt auch hier nur eine besondere Form der Dichogamie vor.

In ganz jungen Stöcken, die erst aus wenigen Einzelthieren bestehen, sind häufig die Geschlechtsorgane bei flüchtiger Untersuchung mit schwachen Vergrösserungen gar nicht zu bemerken (Botrylliden, Diplosomiden, Distomiden). Die Organe können den ersten Individuen des Stockes thatsächlich zunächst fehlen, oder aus noch ganz indifferenten Mesenchymzellen bestehen, die den Blutzellen durchaus gleichen. Diese jungen Stöcke vergrössern sich ausschliesslich durch Knospung, und man findet daher in ihnen allenthalben Knospen, aber noch keine reifen oder befruchteten Eier oder Embryonen. Erst in älteren Stöcken kann man feststellen, wie die Geschlechtsorgane in den einzelnen Ascidiozooiden sich differenziren und reifen. Häufig lässt sich dann aber auch erkennen, wie schon ganz junge Knospenanlagen, die in jungen Stöcken keine Spur des Zwitterapparates zeigten, durch verhältnissmässig grosse Eizellen ausgezeichnet sind (*Distaplia occidentalis*, die meisten *Botryllus*, *Sarcobotrylloides*, *Botrylloides*, *Polycyclus*). Dieses frühzeitige Auftreten der Geschlechtszellen in den Knospen ist aber immer nur dann möglich, wenn die Jahreszeit für die Geschlechtsreife der betreffenden Art bereits eingetreten ist, oder wenigstens unmittelbar bevorsteht; in der Regel ist es sogar ein Anzeichen dafür, dass die Species auf dem Höhepunct ihrer Fortpflanzungsthätigkeit angelangt ist. Freilich lösen sich oft auch Fortpflanzung durch Knospung und durch befruchtete Eier ab, so dass gleichzeitig junge Knospen und reife Geschlechtszellen nebeneinander in einem Stock nur spärlich und vorübergehend oder auch gar nicht angetroffen werden. Es herrscht also während der ersten Periode der Entwickelung der Cormen fast ausnahmslos ungeschlechtliche Vermehrung, und später erst, wenn der Stock eine bestimmte Grösse erlangt hat, beginnt die Art mit der geschlechtlichen Zeugung, während die Knospung entweder ganz ruht, oder nur noch selten stattfindet.

Aber nicht nur in ganz jungen Stöcken, sondern zuweilen auch in grossen, alten ist bisher erfolglos nach Geschlechtsorganen gesucht worden, und es giebt eine Anzahl Arten, von denen man die Reproductionsorgane überhaupt nicht kennt. So fand Herdman (1899) *Colella cyanea* und *Amaroucium distomoides* nur ohne Geschlechtsapparate, und auch bei *Goodsiria borealis*, in der Gottschaldt nur ein einziges in der Leibeswand sitzendes Ei sah, konnte Michaelsen keine Sexualorgane mehr nachweisen. Zuweilen finden sich nur in einer bestimmten Region des Stockes geschlechtsreife Thiere, während an anderen Stellen zwar lebhafte Knospung, aber keine Sexualzellen zu beobachten sind (*Synstyela Michaelseni* Sluiter). Wo, wie es ja zumeist der Fall ist, die Geschlechtsreife immer nur zu einer bestimmten Jahreszeit eintritt, wird man die Sexualorgane vor und nach der Propagationsperiode immer nur

in mehr oder minder rudimentärer Form antreffen und bei der Untersuchung häufig völlig übersehen können. Vielleicht in den meisten Zooiden der Synascidien und mancher Monascidien, deren Lebensdauer nur so kurz ist, dass sie nicht länger als ein Jahr währt, reifen nur einmal die Geschlechtsorgane, und ist die Fortpflanzungszeit vorüber, so werden jene Organe vollständig rückgebildet, während sich die Thiere zunächst noch lebensfähig erhalten. Bei den Botryllliden und *Perophora* findet man dann ziemlich regelmässig zwar noch die Embryonen und Larven in den Peribranchialräumen, aber die Eierstöcke sind bereits ausser Thätigkeit oder sogar gänzlich geschwunden. Das gleiche erwähnt Michaelsen für eine *Styela Paessleri*. Zu wiederholten Malen sind auf den Expeditionen solche Individuen und Colonien gesammelt worden, deren Geschlechtsreife bereits vorüber und deren Zwitterorgane schon rückgebildet waren. Gleichzeitig mit der Rückbildung der Geschlechtsdrüsen vollzieht sich auch häufig bei den stockbildenden Ascidien eine Rückbildung anderer Organe, die so weit geht, dass der Tunicatentypus verwischt und die Ascidie als solche auf den ersten Anblick nicht erkennbar ist. So konnte O. Schmidt (Spongien des adriatischen Meeres, 1862) gewisse Stöcke der *Distaplia magnilarva* als *Cellulophana pileata* beschreiben, als eine Form, deren systematische Stellung sehr unsicher sei, denn zweifelhaft schiene es, ob dieser Organismus eine Pflanze oder eine Spongie darstelle.

2. Die Ovarien.

a. Der Bau.

1) Im einfachsten Fall stellt das gesammte Ovarium einen grösseren oder kleineren Zellhaufen dar, in dem die einzelnen Elemente regellos angeordnet sind. Eine besondere centrale Ovarialhöhle fehlt, und ebenso vermisst man einen besonderen Ausführungsgang in die Cloake. Die älteren Autoren haben die Ovarien zahlreicher Synascidien in dieser primitiven Form angetroffen; wenigstens erwähnen sie nicht das Vorkommen eines Oviducts und bilden den gesammten weiblichen Geschlechtsapparat nur als eine Gruppe zuweilen verschieden grosser Eizellen ab. Da aber der feinere Bau der Ovarien der kleinen und kleinsten Ascidien nur an gut conservirten Exemplaren erkannt und im Besonderen das Fehlen des Eileiters mit Sicherheit nur an Schnittserien nachgewiesen werden kann, möchte ich mich hier nur auf die Beobachter stützen, die eine genauere Untersuchung der Sexualorgane vorgenommen zu haben scheinen. Nach diesen Angaben dürften Eileiter bei Diplosomiden und Didemniden ziemlich allgemein fehlen. Ebenso giebt es unter den Polycliniden Formen, deren Ovarium auf dieser primitiven Ausbildungsstufe steht. So betont Ritter (1899) nachdrücklich, dass bei *Synoicum irregulare* kein Oviduct vorhanden ist. Der Eierstock stellt hier lediglich eine langgestreckte Zellgruppe im Postabdomen dar, die von bindegewebsartigen Mesenchym-

zellen umschlossen wird. Auch die Eier selbst sind hier viel einfacher gestaltet als bei den anderen Ascidien, denn sie entbehren des Follikels und der Testazellen: sie bewegen sich nach amöboider Weise und ernähren sich phagocytär, indem sie die benachbarten, in der Entwickelung zurückgebliebenen Eizellen und Mesenchymzellen aufnehmen und resorbiren.

Etwas höher organisirt erweist sich das Ovarium bei *Diplosoma Listeri*, wenngleich es im Wesentlichen doch den gleichen Typus des Baues wie die anderen Diplosomiden und Didemniden darstellt. Hier beobachtete Lahille (1890) eine strangartige Fortsetzung am Eierstock, die sich eine Strecke weit neben dem Vas deferens verfolgen liess; aber er bemerkt auch ausdrücklich, dass es sich dabei nicht um einen wahren Eileiter handelt. Insofern aber zeigt dieses Ovarium bereits eine etwas höhere Differenzirung, als es bläschenförmig gestaltet ist und die Eier nicht mehr regellos durcheinander liegen, sondern in einer ziemlich genauen Altersfolge angeordnet erscheinen, der Art, dass die jüngsten vorn, die grössten hinten ruhen.

Wenn der Eileiter fehlt, können die reifen Eier nicht in die Cloake und in die Peribranchialhöhlen gelangen, um entweder hier ihre Entwickelung bis zur freischwimmenden Larve zu durchlaufen oder durch die Egestionsöffnung sofort weiter nach aussen befördert zu werden. Vielmehr fallen die Eier in die primäre Leibeshöhle, um hier befruchtet zu werden; es scheint aber, dass sie niemals hier ihre Entwickelung durchlaufen, sondern dass sie stets (Didemniden, Diplosomiden, *Synoicum irregulare*) in den gemeinsamen äusseren Cellulosemantel gelangen, wo man sie oft in grösserer Zahl antrifft. Dieses Austreten aus der Leibeshöhle ist nur dadurch möglich, dass eine Dehiscenz des ektodermalen Hautepithels erfolgt. Die Eier legen sich an die Leibeswand an und treiben diese buckelförmig nach aussen, in den Cellulosemantel hinein; so entstehen gestielte, birnförmige Ausstülpungen des Ektoderms, in denen, wie schon Della Valle und Salensky beobachteten, die Eier eingeschlossen sind. Nach Abtrennung und Rückbildung der Ektodermhülle ruhen die in Entwickelung begriffenen Eier frei im Cellulosemantel. Der Eierstock der Didemniden und Diplosomiden besteht fast immer nur aus einer sehr geringen Zahl Eiern; mehr als etwa ein halbes Dutzend dürfte man wohl nur ausnahmsweise in einem Thier antreffen. Und auch diese wenigen Eier reifen und entwickeln sich nicht gleichzeitig nebeneinander sondern nacheinander. In einigen Fällen sinkt die Zahl der Eier bis auf drei und zwei herab, und bei *Didemnum strangulatum* scheint nach Ritter (1901) jedes Individuum überhaupt nur ein Ei zu produciren.

2) Bei allen anderen Ascidien lassen sich am Ovarium stets zwei Theile unterscheiden: der die Keimzellen enthaltende, das eigentliche Ovarium, und der ausführende Canal, der Oviduct.*) Wie in den

*) Bei den meisten Synascidien ist dieser Oviduct von allen älteren Autoren völlig übersehen und für viele Arten zuerst durch Drasche nachgewiesen worden. Wie ent-

die Embryonalentwickelung und Knospung behandelnden Kapiteln ausgeführt ist, entstehen diese beiden Abschnitte als zwei ursprünglich ganz gleichwerthige Theile eines durchaus einheitlichen Gebildes und differenziren sich erst später in einer verschiedenen Weise. Der Eileiter erscheint daher als eine directe Fortsetzung des Eierstocks; das Keimepithel geht in die Wand des Oviducts über, und die Ovarialhöhle setzt sich in das Lumen des Eileiters fort. Obwohl dieses Verhalten überall das gleiche ist, zeigen doch die weiblichen Geschlechtsorgane dieses Typus im Einzelnen sehr bedeutende Verschiedenheiten und einen mehr oder minder complicirteren Bau. Dieser erklärt sich eben daraus, dass die verschiedenen Arten und Gattungen in der phylogenetischen Umbildung ihres Genitalapparates verschieden weit vorgeschritten sind. Wir werden aber weiterhin zu dem bemerkenswerthen Ergebniss gelangen, dass weitgehende phylogenetische Umbildungen des Ovariums in den verschiedenen Familien der Ascidien bis zu einem hohen Grade selbstständig und unabhängig von den nächst verwandten Gruppen erfolgt sind.

a) Die einfachste Form eines mit Eileiter versehenen Ovariums zeigen die Botrylliden. In jungen Knospen liegen jederseits in der primären Leibeshöhle nahe der Ectodermwand, zwischen dieser und dem äusseren Peribranchialepithel, eine Anzahl Mesenchymzellen, unter denen frühzeitig einige durch ihren grossen, bläschenförmigen Kern und ihr Kernkörperchen als junge Eizellen erkennbar sind, während die kleineren, sie umgebenden Elemente zur Bildung eines Follikels zusammentreten. Dieser setzt sich in einen kurzen, trichterförmigen Eileiter fort, der mit seinem spitzen Ende sich der äusseren Peribranchialwand verbindet und in die Peribranchialhöhle mündet. Ein jedes Ei hat also seinen besonderen Eileiter und stellt mit diesem zusammen ein höchst einfaches Ovarium dar (Fig. 11, Taf. XXVI). In der Regel finden sich auf jeder Seite mehrere derartige eineiige Ovarien vor, doch stehen sie zumeist auf verschiedenen Ausbildungsstufen und gleichzeitig reifen immer nur sehr wenige, zuweilen nur eines. Während das Ei sich furcht, verkürzt sich der Eileiter, und der junge Embryo kommt, nachdem er durch die nur sehr dünne äussere Peribranchialwand hindurch getreten ist, in den Peribranchialraum zu liegen (Fig. 12, Taf. XXVI), den er erst als freischwimmende Larve verlässt.

b) In allen anderen Fällen enthalten die durch einen Oviduct in die Cloake mündenden Ovarien mehrere oder viele Eier, und im Allgemeinen lässt sich feststellen, dass der Bau des Organs um so complicirter wird, je zahlreicher die Geschlechtszellen producirt werden. Als die Grundform aller dieser Ovarien kann ein einfaches, gestieltes Zellbläschen gelten, dessen

---

schuldbar ein solches Versehen ist, möchte dadurch bewiesen sein, dass selbst Drasche (1883) in die Gattungsdiagnose von *Distaplia* das Merkmal aufgenommen hat: „kein Oviduct vorhanden", während doch ein solcher, und zwar wohlentwickelt, vorkommt und die Dorsalseite des Vas deferens umschliesst (Bancroft 1899).

mehr oder minder stark verlängerter Stieltheil den Oviduct darstellt, während der kolbige Blasentheil das Keimepithel bildet, aus dem die Eier sich entwickeln.

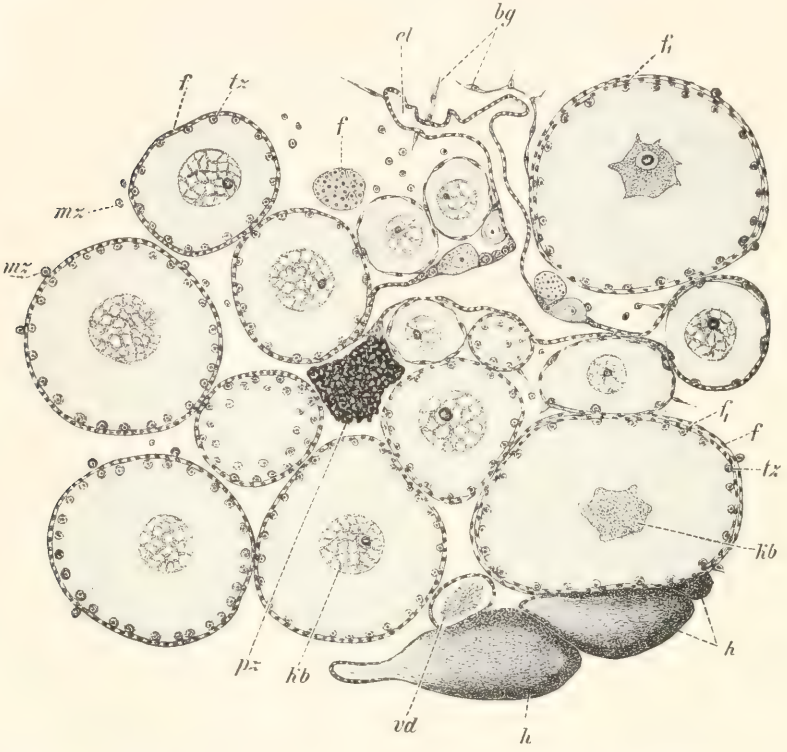
α. Das Keimepithel des Eierstocks. Das Keimepithel ist dort, wo die Eibildung beginnt, zumeist einschichtig; vollkommen glatt ausgespannt dürfte es wohl in den voll entwickelten Ovarien alter Thiere niemals sein, aber die Faltungen werden um so zahlreicher, tiefer und complicirter, je grösser der Eierstock ist und je mehr Eier er bildet. Wo, wie z. B. bei *Perophora*, nur wenige Eier vom Eierstock sich ablösen, erscheint dieser unter dem Mikroskop traubenähnlich gestaltet. Die einzelnen, stark vergrösserten Eizellen springen schon auf jungen Stadien an der Aussenseite des Ovariums buckelförmig hervor (Fig. 4, Taf. XXVI) und sitzen später, wenn sie einen Follikel erhalten haben, auf kurzen Stielen der Ovarialwand auf, in ganz ähnlicher Weise, wie bei *Botryllus* der eineiige Eierstock sich an der Peribranchialwand befestigt. Denkt man sich alle kleinen Einzelovarien einer Botryllide nicht selbstständig in die Peribranchialräume geöffnet, sondern durch einen gemeinsamen Ausführungsgang vereinigt, so erhält man einen Eierstock des hier behandelten Typus.

Selbst bei den kleineren Synascidien zeigt der Keimstock oft im Querschnitt **T**förmige Gestalt; sie prägt sich besonders in der Ovarialhöhle aus. Der quer von rechts nach links verlaufende Theil der Höhle verlängert sich direct in den Eileiter, aber seine Wand producirt häufig auf der ganzen dem Ektodermepithel nahe liegenden Dorsalseite, oft auch nur im vorderen Theil dieser, überhaupt keine Geschlechtszellen. Eizellen entstehen dann im Bereich dieses Abschnitts des Ovariums nur seitlich und an der Ventralwand, und ebenso bilden sie sich im gesammten Epithel, das den medialen, in der dorsoventralen Richtung sich ausdehnenden Theil der **T**förmigen Ovarialhöhle bekleidet. So wie auf der oben für *Perophora* beschriebenen Ausbildungsstufe, finden auch hier die reifenden und reifen Eier im Epithelverbande der Keimschicht keinen Platz mehr, sondern rücken in die primäre Leibeshöhle hinein und sitzen auf kurzen Follikelstielen dem Ovarialepithel auf (z. B. *Fragaroides aurantiacum*). Füglich gelangen die Eier stets wieder in die Eierstockshöhle und aus dieser in die Eileiter.

Da, wo im ausgebildeten Zustand das Ovarialepithel durch eine reichere Faltung sich auszeichnet, erscheinen die Ausbildungsstufen, die den eben behandelten gleichen oder ähnlich sind, als transitorische Jugendstadien. So erkennt man z. B. in Fig. 4, Taf. XXVII den jungen Eierstock einer *Clavelina* im Querschnitt als einschichtiges Bläschen, in dem nur an der ventralen, nach innen zu gekehrten Wand Eizellen sich bilden, und ähnlich erscheint der Durchschnitt durch das Ovarium der *Styelopsis grossularia* (Textfig. 141 *B*). Die grossen Eierstöcke der grossen Monasciden, der geschlechtsreifen *Clavelina* und ähnlichen Formen machen bei der Betrachtung von der Aussenseite durchaus den Eindruck, als

seien sie solide, aus grösseren und kleineren dicht aneinander gepressten Eizellen zusammengesetzte Gebilde. Erst in den Querschnitten erkennt man, dass alle Eier mit einem oft vielfach gefalteten Keimepithel, von dem aus sie entstanden sind, zusammenhängen; die jüngsten sitzen noch ganz im Epithelverbande, die älteren sind diesem durch kurze Follikelstiele verbunden. Die vom Keimepithel umschlossene Eierstockshöhle

Fig. 135.



Querschnitt durch den Zwitterapparat einer entwickelten *Clavelina lepadiformis*. Nur zwei von den benachbarten Hodenbläschen des Ovariums sind gezeichnet worden; alle anderen, im Besonderen die zahlreichen entfernteren, fehlen. $^{208}/_{1}$.
bg = fixirte Bindegewebszellen; *el* = Eileiter; *f* = Follikelepithel; f_1 = inneres Follikelepithel, zumeist noch unvollständig von den äusseren abgetrennt; *h* = Hodenbläschen; *kb* = Keimbläschen; *mz* = freie Mesenchymzellen, in der Nachbarschaft der Eizellen gelegen; *pz* = Pigmentzellen; *tz* = Testazellen; *vd* = Vas deferens.

ist gewöhnlich nur an einer bestimmten Stelle, nämlich in der directen Verlängerung des Oviducts, etwas umfangreicher; sonst liegen zumeist die beiden Blätter der Falten ziemlich nahe nebeneinander (Textfig. 135). Häufig sind die Falten recht unregelmässig vertheilt, seichtere und tiefere beliebig abwechselnd; auch entspringen sie oft nicht allseitig aus der Ovarialhöhle, sondern vorwiegend an einer — gewöhnlich der der Leibeswand abgekehrten — Seite. Zuweilen bilden sich aber auch die Faltungen

ziemlich regelmässig an allen Seiten in Form von breiten Lappen oder blasenförmigen Ausstülpungen, die an den blinden Enden bald selbst wieder sich gabeln und verzweigen, und der ganze Eierstock zeigt dann ein mehr oder minder deutlich ausgeprägtes traubenförmiges Aussehen (viele *Molgula*, *Ascidia*, *Ascidiella*).

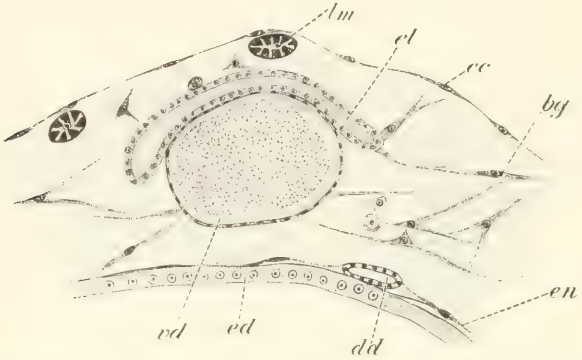
Da, wo die Faltungen nur wenig zahlreich sind und besonders deutlich auf jungen Stadien, lässt sich häufig leicht feststellen, dass die grössten Eizellen in und an der medianen Partie des Keimepithels liegen, während seitlich die Umbildung der noch indifferenten Elemente des Epithels zu Propagationszellen sich einleitet (vgl., besonders für *Styelopsis* Textfig. 141). Das ist aber nicht überall ausnahmslos in der gleichen Weise der Fall, denn zuweilen beobachtet man, wie neue Eier mitten zwischen älteren sich bilden (*Molgula*, Textfig. 139), und zwar nicht nur seitlich und ventral im Keimstock, sondern manchmal auch dorsal, resp. an der Aussenwand. Nur da, wo ein Flimmerepithel die Ovarialhöhle begrenzt, entstehen sie nicht. Namentlich im hintersten Theil noch nicht vollkommen ausgebildeter Ovarien kann man feststellen, dass im ganzen Umkreis des Keimepithels Eier sprossen (*Clavelina*). Zuweilen lässt sich aber auch im Eierstock nur ein einziger Streifen feststellen, in dessen Bereich die Eizellen ausschliesslich entstehen (*Distaplia occidentalis*). Wenn zufälliger Weise in diesem Streifen zuerst seitlich und nicht in der Mitte die ersten Eizellen auftreten, hat es den Anschein, als ob auch hier zwei seitliche getrennte Keimzonen im Ovarium vorhanden wären. Doch wird in diesem Fall die Bilateralität nur vorgetäuscht (Bancroft). Es scheint mir wichtig, darauf, dass auch bei der *Clavelina* durchaus nicht überall zwei völlig getrennte Keimstreifen rechts und links im Ovarium auftreten, schon hier hinzuweisen, weil Van Beneden und Julin und später auch Maurice und Floderus aus dem Vorkommen paariger Proliferationsstellen den Schluss gezogen haben, dass der einzige Eierstock der von ihnen untersuchten Formen (*Clavelina*, *Fragaroides*, *Perophora*, *Ciona*, *Ascidiella?*) in Wirklichkeit zwei paarig rechts und links aufgetretenen Ovarien entspricht, die denen der Vertebraten zu vergleichen seien und die sich untereinander vereinigt hätten. Ich werde in dem die Ontogenie der Ascidien behandelnden Kapitel auf diese Auffassung zurückkommen und sie einer eingehenderen Besprechung unterziehen müssen. Hier nur die Bemerkung, dass sie mir selbst für die *Clavelina* nicht zutreffend zu sein scheint, obwohl bei dieser zuweilen das Hinterende des Eierstocks in zwei kleine Zipfel sich auszieht, die auf den Querschnitten natürlich wie zwei selbstständige, nebeneinander liegende kleine Ovarien erscheinen können.

Die Art, wie das Keimepithel auf embryonalen Stadien sich faltet, bestimmt in erster Linie den Bau und die Gestalt des ausgebildeten Ovariums. In der Regel bleiben alle Falten mit dem ursprünglichen centralen Lumen der Ovarialanlagen innig verbunden und in der nächsten Nachbarschaft des ältesten Ovarialabschnittes liegen, so dass der ganze

Eierstock wie ein gefalteter Sack zwar in der Form recht verschieden sein kann, jedoch einen einheitlichen, ungetheilten Körper, wenigstens dem unbewaffneten Auge oder bei ganz schwachen Vergrösserungen, darzustellen scheint. Bildet aber die junge Eiröhre frühzeitig weit abstehende grosse Nebenäste oder gabelt sie sich in gleich starke, weit auseinanderlaufende Zweige, so entstehen die Ovarien, die weiter unten als „verzweigte" besonders erwähnt sind.

In histologischer Beziehung stellt die Ovararialwand ein einschichtiges Epithel dar, dessen Zellen an den verschiedenen Stellen ein sehr wechselndes Aussehen zeigen. Da, wo keine Eier sich bilden, sind die Elemente in der Regel sehr klein, zumeist ungefähr cubisch oder

Fig. 136.



Aus einem Querschnitt durch das Abdomen von *Clavelina lepadiformis* die mediane Dorsalregion mit Eileiter und Vas deferens, $^{396}/_{1}$.
bg = Bindegewebszellen; *dd* = darmumspinnende Drüse; *ec* = ektodermales Hautepithel; *ed* = Enddarmepithel; *el* = Eileiter; *en* = endothelartige Bildungen am Intestinum, aus Mesenchymzellen entstanden; *lm* = Längsmuskeln; *vd* = Vas deferens.

pflastersteinförmig, manchmal auch stärker abgeflacht, oder im Gegentheil ansehnlich hoch, prismatisch. Sicher häufiger, als es bisher beschrieben worden ist, erscheint dieses die Ovarialhöhle bekleidende Epithel bewimpert oder mit Cilien versehen und gleicht dann durchaus der Wandung des Eileiters. Eine scharfe Abgrenzung zwischen Oviduct und Eierstock im engeren Sinne lässt sich dann kaum vornehmen, und es dürfte auch nicht viel zu einer besseren Vorstellung beitragen, wenn man sich etwa so ausdrücken wollte, dass in diesen Fällen das Eileiterepithel sich an bestimmten Stellen bis tief in die Ovarialhöhle hinein fortsetzt. Die Flimmern sind gewöhnlich recht fein und in Exemplaren, die nicht mit grosser Sorgfalt conservirt wurden, meist überhaupt nicht mehr nachweisbar. Manchmal aber sind sie auch besonders kräftig entwickelt und sehr resistent (*Molgula occulta* in Textfig. 139, *Chelyosoma productum*, *Ciona*, *Styela rustica* u. s. w.).

Da, wo die Eier sich entwickeln, nehmen die geschilderten indifferenten oder bewimperten Zellen ein anderes Aussehen an. Sie runden

sich mehr oder minder ab, erscheinen zum Theil durch den gegenseitigen Druck polyedrisch gestaltet und zeigen vor allem einen grossen, bläschenförmigen, mit einem mächtigen Nucleolus versehenen Kern, der unverkennbar ein junges Keimbläschen ist. In dem die Eibildung behandelnden Abschnitt ist die Umbildung der Zellen des Keimepithels zu den mit Follikel und Testazellen versehenen Eizellen eingehend beschrieben.

β. Der Eileiter. Wie oben bereits erwähnt wurde, stellt der Eileiter die directe Fortsetzung der Ovarialwand dar und besteht wie diese aus einem einschichtigen Epithel (Textfig. 136). Gewöhnlich sind die Zellen ziemlich klein und würfelähnlich gestaltet, doch kommen auch sehr stark abgeflachte, platte Elemente vor, und andererseits begegnet man zuweilen ansehnlich hohen Cylinderzellen. Der histologische Charakter ist durchaus nicht immer an allen Stellen der gleiche, und namentlich an der Mündungsstelle in den Peribranchialraum oder die Cloake kann das zuweilen in besonderer Weise gefaltete Epithel merklich verdickt sein, ohne aber seine Einschichtigkeit zu verlieren. Andererseits scheint es zuweilen, dass bei strotzender Füllung mit Eiern die Eileiterwand sich nur unter gleichzeitiger Abflachung ausdehnen und das Canallumen erweitern könnte. Was oben über die Bewimperung der Ovarialwand bemerkt wurde, gilt in gleicher Weise auch für den Eileiter, und dieser dürfte in den meisten Fällen, wenn nicht immer, ein Flimmerkleid tragen, selbst dann, wenn er ein Plattenepithel darstellt. Bemerkenswerth ist es, dass bei *Perophora Listeri* die Oviductzellen an der dem Canallumen zugekehrten Seite eine Schicht sehr feiner circulär verlaufender Muskelfibrillen ausscheiden (Fig. 7, Taf. XXVI), die selbstständige Contractionen, Erweiterungen und Verengungen des Eileiters hervorrufen können. Sie müssten für die Fortbewegung der Eier von Wichtigkeit sein, um so mehr, als hier Flimmern gänzlich fehlen sollen (Van Beneden und Julin). Dass sich in der Nähe des Oviducts im umgebenden Mesenchym sehr häufig Muskeln entwickeln, die sich in bestimmter Weise an die Wand des Eileiters anlegen, dessen Verlauf folgen oder in bestimmten Winkeln sich inseriren, ist oben (p. 601) bereits bemerkt worden; und sicher haben diese Muskelstränge eine gewisse Bedeutung für die Ueberführung der reifen Sexualzellen aus dem Ovarium in den Cloakenraum.

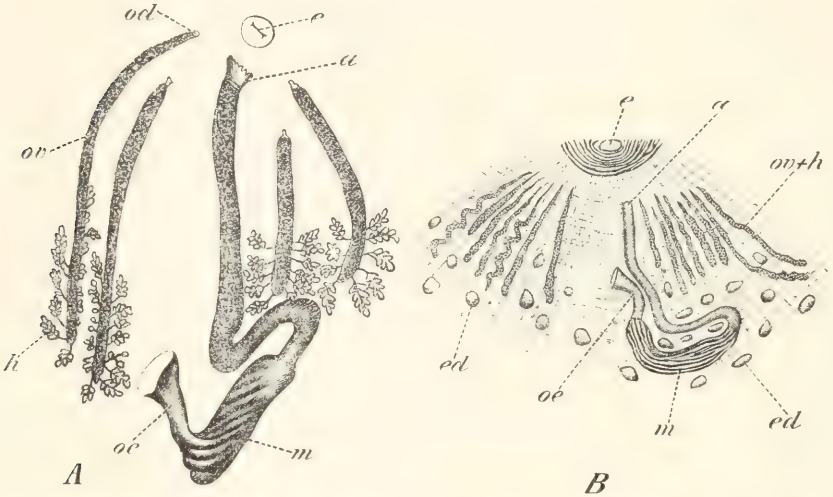
b. Die Gestalt.

Die Ovarien der verschiedenen Arten zeigen überaus verschiedene Formen. Da, wo die männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen in allernächster Nachbarschaft nebeneinander liegen und wie zu einem einheitlichen Organ vereinigt erscheinen, ist es nicht immer ganz leicht, von den Hoden zu abstrahiren und nur die Gestalt des Eierstocks festzustellen. Die Angaben der früheren Autoren beziehen sich in solchen Fällen auch stets auf die gesammte Zwitterdrüse, und es ist hier in der That nur von untergeordneter Wichtigkeit, welche Formen die beiden

sie zusammensetzenden Theile im Einzelnen zeigen. So wie die Gestalt der ganzen Zwitterdrüse erweist sich auch die des Ovariums und des Hodens, nur wenige Ascidien ausgenommen, selbst bei ganz nahen Verwandten recht variabel, und andererseits kehren die gleichen oder doch sehr ähnliche Formen der Zeugungsorgane bei im System sehr weit voneinander entfernten Arten wieder. Im Wesentlichen wird fast überall die Gestalt des Ovariums durch den die Eizellen producirenden Abschnitt, durch das Keimepithel bestimmt. Der Eileiter tritt an Volumen in der Regel so sehr zurück, dass er nur wie ein stielförmiger Anhang am eigentlichen Ovarium erscheint.

a. Wie erwähnt, kann als die Grundform des Eierstocks eine einfache schlauch- oder sackähnliche angesehen werden; sie ist bei

Fig. 137.



Geschlechtsapparat und Darmtractus zweier *Styela*. (Nach Herdman.) A. *Styela Gibbsii*, schwach vergrössert. B. *Styela Joannae*, $^2/_1$.
a = After; *e* = Egestionsöffnung; *ed* = Endocarps; *h* = Hoden; *m* = Magen; *od* = Oviduct; *oe* = Oesophagus; *ov* = Ovarium.

den kleineren einfachen Ascidien sehr weit verbreitet. Ganz glatt, wie auf jugendlichen Entwickelungsstadien, wird in vollständig entwickelten, geschlechtsreifen Thieren die Schlauchwand kaum jemals sein, aber wo nur wenig Eier producirt werden, erscheint doch zumeist die einfache Sackform nur wenig gestört (vgl. oben p. 630). Häufig ist das Ovarium nur kurz und gedrungen, und dann nimmt es mehr oder minder deutlich ausgeprägte Bläschengestalt an (*Hypobythius*), oder es ist birnförmig, indem es sich an dem Ende, an welchem der Eileiter entspringt, verjüngt und stielförmig auszieht.

Häufig, und zwar besonders dann, wenn zahlreiche Polycarpen vorhanden sind, erscheinen die Ovarien als kleinere rundliche, beerenförmige Gebilde. Diese besitzen öfters, wenn typische zwitterige Drüsen aus-

gebildet sind, an bestimmten Stellen dellenförmige Vertiefungen, in welche die Hodenfollikel sich einsenken. Dass die Gestalt dieser Polycarpen und auch der Ovarien in einem Individuum recht verschieden sein kann, zeigt Fig. 13, Taf. XXVI, für *Polycarpa tuberosa*, bei der neben kugeligen Geschlechtsdrüsen längere oder kürzere wurst- oder bohnenförmige angetroffen werden.

Umgekehrt sieht man aber oft auch den Ovarialsack cylindrisch und schlauchförmig längsgestreckt, und es lassen sich bei manchen artenreichen Gattungen alle möglichen Uebergangs- und Zwischenformen zwischen bläschenförmigen und kolbenförmigen und langgestreckten, fast fadenförmigen Eierstöcken nachweisen. Auf Tafel XXVI sind einige verschiedene Formen solcher Ovarien besonders für eine Anzahl Molguliden gezeichnet. Sind die Ovarien langgestreckte Schläuche, so verlaufen sie nur selten gerade; meist sind sie mehr oder minder stark gebogen und häufig auch geschlängelt (*Cynthia mauritiana* Drasche).

Finden sich in einem Thiere mehrere Ovarien, so zeigen diese zuweilen nicht unbedeutende Formverschiedenheiten (Textfig. 121, p. 500; Fig. 1, Taf. XXVI). Ganz besonders mannigfaltig sind die Polycarpen der Gattung *Polycarpa* gestaltet, und zuweilen bemerkt man in einem Individuum ganz verschieden geformte Drüsen nebeneinander. So begegnet man bei *Polycarpa varians* (Fig. 8, Taf. XXVI) ausser kürzeren beeren- und bohnenförmigen Gonaden noch langgestreckte, zuweilen miteinander anastomosirende schlauchförmige Zwitterdrüsen, die auch zahlreichere Geschlechtsöffnungen als die anderen tragen.

Da, wo die Ovarien mit den Hoden zu Zwitterdrüsen innig verbunden sind, lässt es sich bei nur äusserer Betrachtung häufig nicht genau feststellen, inwieweit die Unterschiede in der Gestalt durch den weiblichen oder männlichen Zeugungsapparat hervorgerufen werden. Immerhin kann man sich aber zumeist leicht davon überzeugen, dass Formunterschiede der Ovarien vorhanden sein müssen. So sieht man in Textfig. 137*B*, dass so wie die gesammten Zwitterdrüsen, auch die verschiedenen Eierstöcke eines Individuums zwar alle schlauchförmig, aber bald mehr, bald weniger schlank gestreckt, bald mehr, bald weniger deutlich korkzieherartig geschlängelt sind; und ähnliche Beispiele liessen sich viele anführen. Wo aber Hoden und Ovarien im Zwitterorgan scharf voneinander sich abheben, treten auch die Gestaltverschiedenheiten der Eierstöcke eines Thieres deutlicher hervor, wie z. B. Textfig. 137*A* für *Styela Gibbsii* erkennen lässt, und wie Fig. 13, Taf. XXVI, für *Polycarpa tuberosa* zeigt. Auch da, wo, wie bei vielen Molguliden und Cynthideen, nur zwei Geschlechtsdrüsen, eine rechts und die andere links, sich ausbilden, können diese in der Gestalt recht erheblich voneinander verschieden sein, und zwar finden sich solche Verschiedenheiten nicht nur dann, wenn die Organe sack- oder schlauchähnlich geformt sind, sondern sie treten sogar besonders auffallend hervor, wenn die Drüsen etwas complicirter geformt und mannigfaltiger gegliedert sind.

Diese complicirter gestalteten Ovarien entstehen dadurch, dass die Wandungen sich in verschiedener Weise ein- und ausbuchten. Am häufigsten treten allseitig mehr oder minder zahlreiche, grössere oder kleinere, verschieden geformte Erhebungen auf, so dass die Schlauch- oder Sackform in eine traubenähnliche übergeht. Es fällt nicht schwer, selbst innerhalb kleinerer Gruppen bei nahe Verwandten alle möglichen Zwischenformen nachzuweisen, die in continuirlicher Reihe einerseits an einfache Ovarialsäcke, andererseits an typische Geschlechtstrauben anschliessen. Typische Beispiele für solche Reihen findet man unter den Cynthideen, deren Sexualapparate besonders eingehend von Lacaze-Duthiers und Delage beschrieben worden sind. Die hier anzuführenden Arten besitzen zwar echte Zwitterdrüsen, in denen Hoden und Ovarien dicht nebeneinander lagern, aber die Formunterschiede dieser letzteren sind doch im Wesentlichen die gleichen wie die des Gesammtorgans. Bei *Microcosmus spinosus* sind im voll thätigen Ovar nur sehr undeutlich buckelförmige Erhebungen zu erkennen, und das Organ erscheint daher noch durchaus sackartig, während es bei *M. vulgaris* und *M. polymorphus* nach Heller in eine Anzahl grosser Lappen sich spaltet. Die Drüse von *Cynthia morus* ist bereits ausgeprägt traubenförmig, aber die sehr zahlreichen Beeren liegen, besonders an den Enden, dicht gepresst nebeneinander. Bei *Cynthia sigillata* ist die Gonade schlanker längsgestreckt und zeigt ihre einzelnen Follikel etwas mehr isolirt, und ähnlich verhält sich *Forbesella tessclata*, nur dass vielleicht, wenigstens stellenweise, die einzelnen Beeren der sehr langen Geschlechtstrauben noch selbstständiger, isolirter erscheinen. Weiter vorgeschritten ist die Auflösung der Geschlechtstrauben bei *Cynthia discrepans* nach Sluiter (1898). Die hinteren Abschnitte der paarigen Zwitterdrüsen sind traubenähnlich und werden durch einen gemeinsamen Ausführungsgang auf jeder Seite zusammengehalten; im vorderen Theil aber haben sich die einzelnen Beeren der Geschlechtstraube völlig voneinander getrennt und erinnern an die Polycarps der Styelinen, nur dass ihnen die Ausführungsgänge fehlen sollen. Bei *Cynthia corallina* endlich erscheint nach Roule (1885) die Zerstückelung der grossen Zwitterdrüse jederseits vollkommen durchgeführt, denn es finden sich, ganz wie bei der Gattung *Polycarpa*, nur Gruppen zahlreicher, gar nicht mehr untereinander verbundener, kleiner Zwitterapparate, von denen jeder seine besonderen ausführenden Canäle besitzt. Zu diesen Verschiedenheiten kommt noch, dass die Ovarialform im Laufe der Lebenszeit des Thieres in nicht unerheblicher Weise sich verändert, denn während der Geschlechtsreife ist sie eine andere als längere Zeit vorher und als später, wenn die Eier entleert worden sind und die Rückbildung des Organs bereits eingetreten ist. Doch haben wir hier nur die in voller Thätigkeit stehenden Eierstöcke in Betracht zu ziehen. Dass die traubenförmigen Ovarien der linken und rechten Körperseite eines Thieres sich zuweilen recht auffallend in der Gestalt unterscheiden, ist oben bereits bemerkt worden; und ebenso fehlt es nicht an Beispielen

für individuelle Verschiedenheiten, die zumeist mit dem grösseren oder geringeren Reichthum an erzeugten Geschlechtszellen im Zusammenhang zu stehen scheinen.

Bilden sich auf frühen Entwickelungsstadien der Geschlechtsdrüsen einige Aussackungen, die selbstständig weiter wachsen und eine relativ bedeutende Grösse erlangen, so entstehen verzweigte Ovarien, wie sie besonders für die Gattung *Dendrodoa* charakteristisch sind, gelegentlich sich aber auch bei anderen Formen finden. Es scheint, dass in mehreren Gruppen selbstständig diese Ovarialform aufgetreten ist und sich vervollkommnet hat. Eine fortlaufende Reihe lässt sich innerhalb des Genus *Dendrodoa* feststellen, das rechtsseitig eine umfangreiche Zwitterdrüse trägt. Bei *D. Kükenthali* finden sich 2, zuweilen auch 3 Aeste, bei *D. subpedunculata**) und *D. lineata* normaler Weise 4, ausnahmsweise bei der zuletzt genannten Form auch 5, während *D. glandaria* stets 5 zu besitzen scheint. Noch reicher verzweigt zeichnet Ritter (1899) den Geschlechtsapparat der *D. tuberculata*. Auch in der Gattung *Styela* macht sich bei einigen Arten eine Verzweigung der Gonaden bemerkbar. *Styela nisiotis* hat nach Sluiter (1900) links 3 „verästelte Drüsenschläuche", rechts 2 oder 3: doch müssen die Verzweigungen sehr unbedeutend sein, da in den Abbildungen nur kleinere lappenförmige Erhebungen zu sehen sind. Bei *Styela cerea* Sluit. liegt links eine kleine uförmige Gonade, während rechts zwei sehr lange Gabeläste zu beobachten sind, und bei *St. Pfefferi* finden sich nach Michaelsen jederseits zwei verzweigte, in etwa $^1/_2$ Dutzend Aeste auslaufende Ovarien. — In der Gattung *Ascidia* haben sich verzweigte Geschlechtsdrüsen bei *Asc. tenera* Herd. ausgebildet.

Ausser den bisher erwähnten Formtypen kommen hin und wieder bei einzelnen Arten etwas aberrant gestaltete Eierstöcke vor, die sich in der Regel aber leicht auf einen anderen Typus zurückbeziehen, resp. von diesem ableiten lassen. Besonders hervorheben möchte ich hier nur die ringförmigen Gonaden, die nach Herdman (1899) bei *Molgula mollis* jederseits in der Einzahl auftreten. Da die meisten Molguliden einfache sack- oder traubenartige Ovarien tragen, ist es vielleicht nicht unwahrscheinlich, dass, wie ich glaube, die Ringform durch stärkere Krümmung und Verwachsung der freien Ränder einer ursprünglich wurstförmigen Zwitterdrüse sich gebildet hat.

b. Die Gestalt des Eileiters ist vielleicht in der Mehrzahl der Fälle für das Aussehen des gesammten Eierstocks oder der Zwitterdrüse fast ohne jede Bedeutung, denn es erscheint der Oviduct zumeist nur wie ein dünner, fadenförmiger Anhang des massigen Keimstocks, oder wie ein feiner Stiel einer mächtigen Traube (vgl. ausser den Abbildungen auf

*) Im Text erwähnt Ritter (1899) ausdrücklich, dass das Ovarium dieser Species aus einem Basalstamm bestehe, an dem vier Aeste sitzen, in der Abbildung ist dagegen die Verzweigung eine reichere.

Taf. XXVI noch Textfig. 138 A). Der Eileiter stellt eine Röhre dar, deren Lumen zuweilen an verschiedenen Stellen verschieden weit ist; und überdies verhalten sich gewöhnlich die äussersten Enden abweichend, während das Mittelstück, das freilich sich manchmal fast über die gesammte Länge erstreckt, im Wesentlichen unverändert einfache Schlauchform behält.

Die Eileiterröhre ist oft, namentlich bei kleinen Synascidien, im Ruhestadium, bevor die Eier in sie übergetreten sind, so fein, dass die Geschlechtszellen in ihr keinen Raum fänden, wenn nicht eine Erweiterung des Lumens einträte. In solchen Fällen ist der Oviduct, besonders wenn er in dichter Nachbarschaft des Samenleiters verläuft, sehr leicht zu übersehen, wenn nicht gelungene Querschnittsserien zur Untersuchung vorliegen. Die Erweiterung des Eileiterlumens geschieht wohl nur in selteneren Fällen dadurch, dass die Wandung selbst sich ausdehnt, sondern zumeist in der Weise, dass die einander genäherten oder dicht aneinander liegenden Theile des Eileiterepithels (vgl. für *Clavelina* Textfig. 136, für *Styelopsis* Textfig. 141) dort, wo die Eier hindurchgleiten, vorübergehend auseinanderweichen. Oft ist auch die Eileiterwandung gefaltet, und nur wenn sich das Lumen mit Eiern füllt, glättet sich das Epithel. Bei *Ciona intestinalis* (siehe Fig. 8, Taf. XXII) und bei manchen anderen Monascidien kann dann der Oviduct eine erstaunlich grosse Zahl Eier gleichzeitig enthalten, doch verläuft die Entwickelung der Embryonen ausnahmslos ausserhalb des Eileiters.

Das in das eigentliche Ovarialepithel sich fortsetzende Ende des Eileiters ist immer mehr oder minder stark trichterförmig erweitert, und zumeist, oder wenigstens sehr häufig, lässt sich, worauf bereits oben hingewiesen wurde, eine scharfe Grenze zwischen beiden Theilen des Ovariums gar nicht feststellen. Wie z. B. der in Textfig. 139 für *Molgula occulta* abgebildete Schnitt zeigt, setzt sich das Flimmerepithel des Eileiters an einer bestimmten Stelle bis weit in die Ovarialhöhle fort, um in dieser als ein ziemlich breiter Streifen von dem eigentlichen Keimepithel histologisch scharf sich zu unterscheiden. Bei der Betrachtung der Geschlechtsdrüse in toto scheint der Eileiter viel kürzer zu sein, da eben sein hinteres Ende ganz in den Bereich des blasenförmig erweiterten, die Eier bildenden Ovarialabschnitts fällt.

Der in die Cloake oder in den Peribranchialraum mündende Theil des Eileiters zeigt sehr häufig eine ganz eigenartige Beschaffenheit. Zumeist verläuft er ganz genau oder doch wenigstens ziemlich gerade nach vorn, und seine Oeffnung liegt terminal am vordersten Ende; doch kann sie auch seitlich und nach hinten verlagert sein und an der Dorsalwand des Canals auftreten (z. B. *Ciona intestinalis*, Textfig. 142). Vielleicht häufiger, als es bisher beobachtet ist, bildet das Endstück des Oviducts eine nach hinten gekrümmte Schleife, so dass die Mündung weiter hinten liegt, als der Schleifenbogen nach vorn emporsteigt. Man kann dann zwar den Eileiter ziemlich weit vorn beim After nachweisen, seine Mün-

Erklärung von Tafel XXVI.

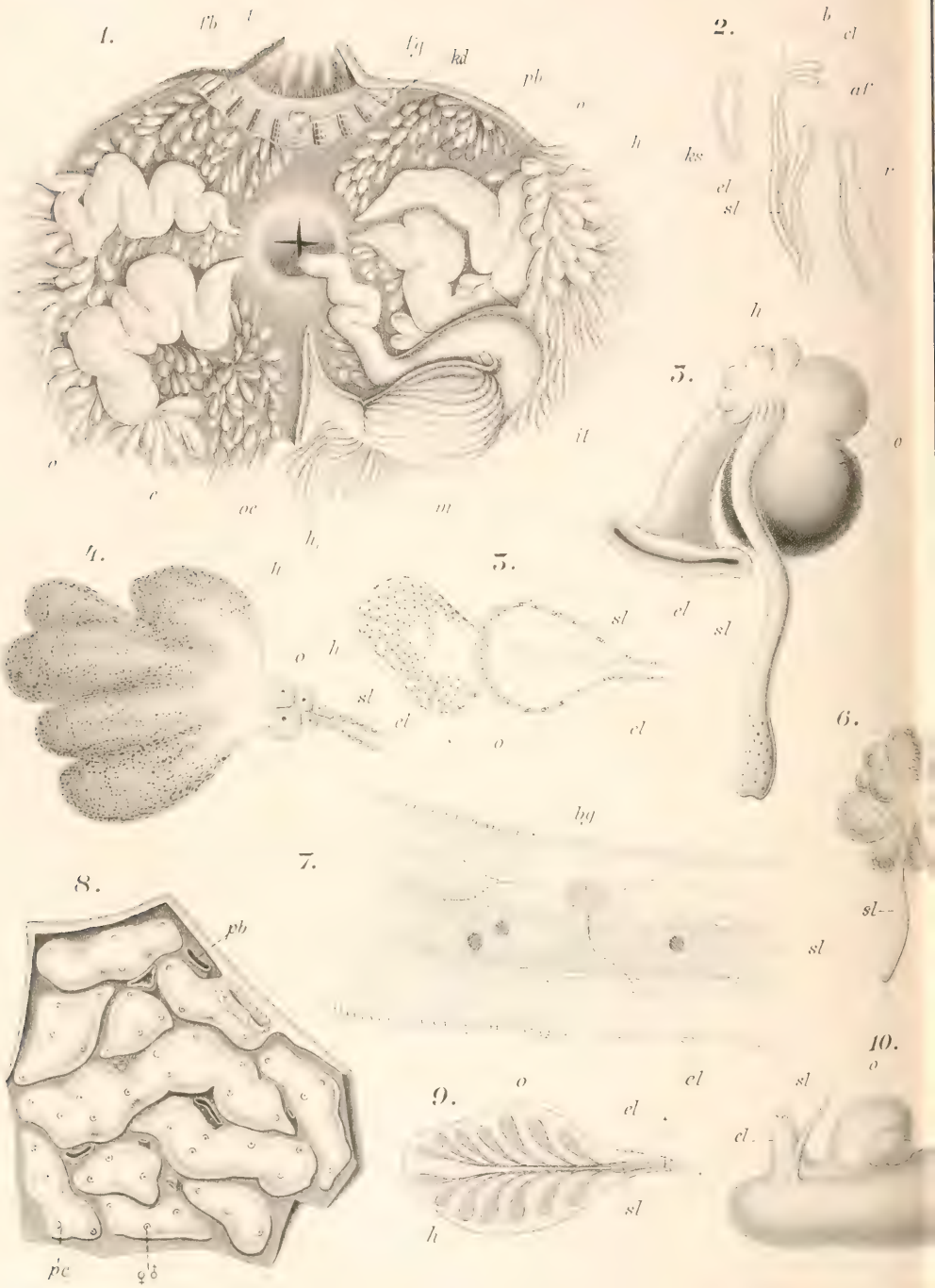
Ascidien.

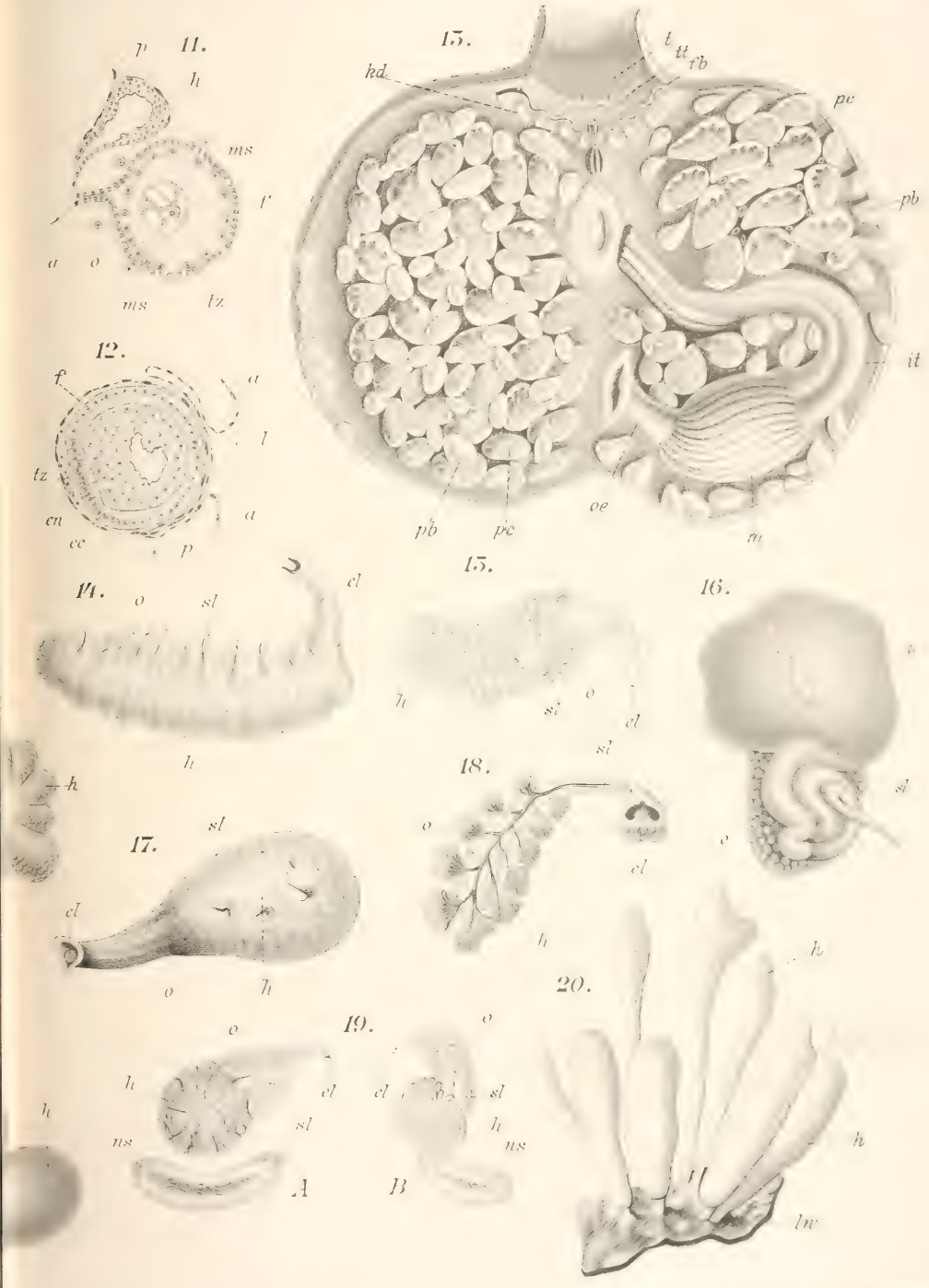
Fig.

1. Anatomie der *Styela variabilis* nach Entfernung des Kiemendarms. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage.) $\frac{5}{1}$.
2. Die Region der Einmündungsstellen des Darms und der Geschlechtsorgane in die Cloake von einer *Perophora Listeri*. $\frac{14}{1}$.
3. Bildung des Zwitterapparates bei *Perophora Listeri*. Die Eibildung beginnt hier an der Basis des Bläschens und nicht an zwei seitlich gelegenen Streifen. $\frac{267}{1}$.
4. Zwitterapparat einer jungen *Perophora*. Die Hoden enthalten z. Th. bereits reife Spermatozoen. $\frac{14}{1}$.
5. Eine der zahlreichen Zwitterdrüsen von *Stolonica aggregata* Frbs. u. Hnl. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage.) $\frac{20}{1}$.
6. Hoden derselben Species, nach Rückbildung des weiblichen Theils der Zwitterdrüse (?). (Nach Lacaze und Delage.) $\frac{20}{1}$.
7. Theil des Ei- und Samenleiters von *Perophora Listeri*. (Nach Van Beneden und Julin.) Immers. $\frac{1}{18}$.
8. Stück aus der Leibeswand mit Polycarpen von *Polycarpa varians*. Die Parietalbläschen sind unmittelbar über ihrer Basis abgeschnitten. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage.) Circa $\frac{7}{2}$. ♀♂, die weiblichen und männlichen Geschlechtsöffnungen liegen so dicht nebeneinander und sind so klein, dass sie bei der angewendeten Vergrösserung als gesonderte Perforationen nicht sichtbar sind.
9. Schematische Darstellung der Zwitterdrüse einer *Polycarpa*.
10. Zwitterdrüse einer *Polyzoa pictonis* Forma *typica*. (Nach Michaelsen.) $\frac{30}{1}$.
11. Schnitt durch die Geschlechtsorgane eines jungen *Botryllus violaceus*. $\frac{208}{1}$.
12. Schnitt durch einen im Peribranchialraum liegenden Embryo von *Botryllus violaceus*. $\frac{123}{1}$.
13. Anatomie der *Polycarpa tuberosa* nach Entfernung des Kiemendarms. (Nach Lacaze und Delage.) $\frac{5}{2}$.
14. Zwitterdrüse einer *Molgula (Anurella) oculata*. (Nach Lacaze-Duthiers.) Fast natürliche Grösse *).
15. Zwitterdrüse einer *Molgula (Anurella) solenota*. (Nach Lacaze-Duthiers.) Circa $\frac{3}{1}$.
16. Zwitterdrüse einer *Molgula pyriformis*. (Nach Michaelsen.)
17. Zwitterdrüse einer *Eugyriopsis Lacazei*. (Nach Roule.) $\frac{2}{1}$.
18. Zwitterdrüse einer *Molgula (Anurella) Bleizi*. (Nach Lacaze-Duthiers.) Circa $\frac{4}{1}$.
19. *A* Rechte Zwitterdrüse und Nierensack von *Ctenicella appendiculata*, von innen gesehen. Circa $\frac{3}{2}$.
    B Zwitterdrüse und Niere von *Ctenicella morgatae*, von innen gesehen. (Nach Lacaze-Duthiers.) Circa $\frac{2}{1}$.
20. Leibeswand mit 8 Hodenschläuchen, von denen 4 bereits entleert sind, einer die Spermawolke eben ausschleudert, von *Styela variabilis*. (Nach Lacaze und Delage.) Circa $\frac{24}{1}$.

h_1 = Entleerte Hodenfollikel bei *Styela variabilis*; *lw* = Leibeswandung; *ns* = Nierensack der Molguliden; *pb* = Parietalbläschen oder Endocarpen; *pc* = Polycarpen oder Zwittergonaden; *tt* = Tentakelträger.

*) Lacaze-Duthiers giebt keine Vergrösserungen an. Ich habe es daher versucht, unter Zugrundelegung des beschreibenden Textes die angewendeten Vergrösserungen für diese und die folgenden Abbildungen zu bestimmen.

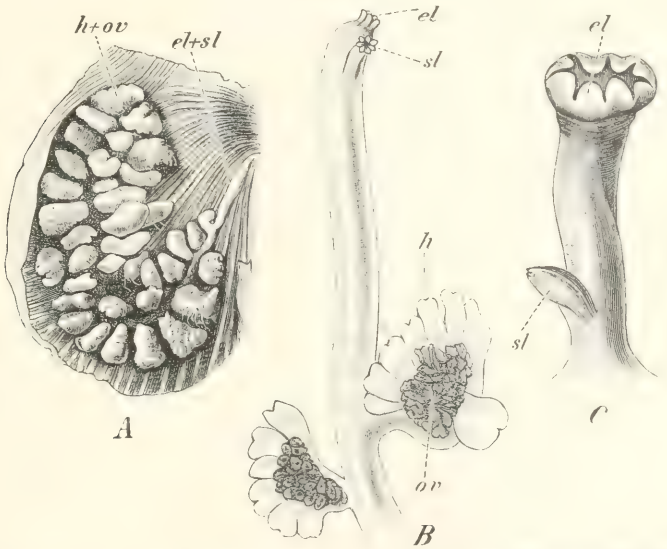

1.
fb
t
fg
kd
pb
o
h
it
o
e
oc
m
h
2.
b
cl
af
ks
r
cl
sl
h
3.
o
4.
h
o
h
sl
cl
5.
sl
cl
sl
o
cl
6.
bg
7.
sl
sl
8.
pb
pc
♀♂
9.
o
cl
cl
sl
h
10.
o
sl
cl


11.
p
h
ms
f
a
o
ms
tz
12.
f
a
l
tz
a
en
cc
p
13.
t
tt
tb
kd
pc
pb
it
oe
pb
pc
m
14.
o
sl
cl
h
h
15.
h
sl
o
cl
sl
16.
s
sl
o
17.
sl
cl
o
h
18.
o
cl
h
19.
o
h
cl
cl
sl
sl
h
ns
ns
A
B
20.
h
h
lw

dung in die Cloakenhöhle aber liegt in deren hinterstem Abschnitt, nahe der hinteren Cloakenwand. Dieses absteigende Endstück des Eileiters soll sich nach Lahille bei *Glossophorum sabulosum* sackartig erweitern und die sogenannte Bruttasche darstellen, während Bancroft (1899) an der Brutsackbildung bei *Distaplia* hauptsächlich eine Ausstülpung der Cloakenwand, in die der absteigende Ast des Oviducts sich öffnet, sich betheiligen lässt. Doch findet man nähere Angaben über die Brutsackbildungen im vierten Abschnitt dieses Kapitels.

Vom ektodermalen Cloakenepithel bekleidet, springt der Endabschnitt des Oviducts zumeist kaminartig, als längerer oder kürzerer Zapfen in die Cloakenhöhle vor, während sich gleichzeitig oft der histologische

Fig. 138.



A = rechte Zwitterdrüse von *Cynthia haustor*, $^1/_1$. *B* = der Endabschnitt dieser Gonade bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet, $^6/_1$. *C* = Endabschnitte des Ei- und Samenleiters von *Cynthia Roretzii*, $^8/_1$. (Nach Drasche.)
el = Eileiter; *h* = Hodenfollikel; *ov* = Ovarialbläschen; *sl* = Samenleiter.

Charakter seiner Wandung ein wenig verändert, indem das Epithel sich etwas verdickt (*Styelopsis*) oder auch noch stärker abflacht. Dieser Endzapfen des Oviducts läuft zuweilen mit verjüngtem Ende aus (*Cynthia haustor*, Textfig. 138 *B*), häufiger erweitert er sich trichterartig, und sein Rand verhält sich dann verschieden. Ganz glatt, kreisförmig oder elliptisch ist er in der Regel nur dann, wenn die Oeffnung klein ist, doch kommt das ausnahmsweise auch bei sehr weiten Mündungen vor, wie z. B. der kurze, hornförmige, mit weitem Trichterrand endigende Eileiter der *Stolonica aggregata* beweist (Fig. 5, Taf. XXVI). Ist die Oeffnung besonders weit, so erscheint ihr Rand zuweilen herzförmig (*Ciona*) oder regelmässig oder ungleichförmig gelappt, gezähnt oder gefranst und bildet — ähnlich wie

häufig der Anusrand — öfters eine im Aussehen sehr wechselnde Rosette. Bei *Cynthia Roretzii* (Textfig. 138 C) ist diese achtlappig. In vielen Fällen ist der Rand unregelmässig herzförmig oder 8förmig gestaltet, ohne dass ihm besondere Rosettenblätter umstellten. In mehreren Abbildungen auf Taf. XXVI erkennt man unschwer einige verschiedene Formen der Oviductendigungen bei Molguliden; sie bedürfen keiner weiteren Erläuterung, nur auf die besonders grosse, herzförmige Mündung bei *Molgula* (*Anurella*) *Bleizi* (Fig. 18) sei besonders hingewiesen. Sehr eigenartig ist die Oviductöffnung bei *Fragaroides aurantiacum* nach den Beobachtungen von Maurice; sie stellt nämlich einen ganz besonders langen Schlitz dar, der an der Dorsalwand des Eileiters auftritt und von dem vorderen Oviductende, das nahe beim After liegt, bis zur hinteren Cloakenwand reicht. Die Länge der Schlitzöffnung entspricht also ungefähr der halben Cloakenlänge.

c. Die Grösse.

Die Grösse der Eierstöcke ist zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden. Bei den Arten, bei denen nur zu einer ganz bestimmten Jahreszeit die Geschlechtsreife eintritt, vergrössern sich in dieser Periode rasch die Genitalorgane, obgleich das Thier selbst schon früher seine volle Grösse erreicht hatte. Ebenso collabiren die Gonaden gewöhnlich bald nachdem die Zeit der Geschlechtsreife vorüber ist, während das Thier häufig noch längere Zeit voll lebenskräftig bleiben kann. Bei diesen Verschiedenheiten werden wir hier nur die Grössen der auf der Höhe ihrer Thätigkeit stehenden Geschlechtsdrüsen zu betrachten haben. Was oben für die Gestalt der Eierstöcke bereits bemerkt wurde, gilt auch für ihre Grösse: wo Hoden und Ovarien zu einer Zwitterdrüse innig verbunden sind, lassen sich die Dimensionen der beiden einzelnen Theile nicht leicht bestimmen, und die folgenden Grössenangaben beziehen sich in diesen Fällen auf die Gesammtgonade und nicht nur auf den Eierstock.

Stellt der Oviduct ein kurzes, aber verhältnissmässig breites Trichterstück dar, das ohne deutliche äussere Grenze dem Ovarium anliegt, so beziehen sich die Grössenangaben der Autoren auf den gesammten Eierstock; erscheint aber der Eileiter als ein selbstständiger, scharf abgegrenzter fadenförmiger Anhang, so gelten die Grössen nur für den das Keimepithel führenden Abschnitt des Geschlechtsapparats und nicht auch für die Ausführungsgänge. Häufig lässt sich aber auch überhaupt nicht erkennen, in welcher Weise die Masse genommen worden sind.

Klein sind die Eierstöcke da, wo — wie bei vielen Synascidien — nur wenig Eier producirt werden; doch erlangt in manchen Fällen auch dann das Ovarium dadurch eine im Vergleich zum ganzen Körper bedeutende relative Grösse, dass die einzelnen Eier verhältnissmässig sehr gross werden. So können z. B. bei manchen Didemniden und Diploso-

miden (vgl. besonders weiter unten im systematischen Theil die Abbildung von *Didemnoides macroophorum*) die wenigen Eier den ganzen hinteren Körperabschnitt ausfüllen, beziehungsweise mächtige bruchsackartige Ausstülpungen zur Zeit der Geschlechtsreife hervorrufen. Bei manchen Polycliniden wachsen die Ovarien zu mächtigen langen Schläuchen oder Trauben heran, die nahezu die Hälfte der ganzen Körperlänge erreichen können, und überdies finden sich noch Embryonen und in Furchung begriffene Eier im Peribranchialraum (*Amaroucium proliferum*). Die absoluten Grössen der Ovarien einer Anzahl Synascidien wird man unschwer aus mehreren Abbildungen der Taf. XXXVII und XXXVIII, sowie aus den Textfiguren, die den systematischen Theil begleiten, entnehmen können.

Bei den kleinen Arten der Monascidien sind auch die Ovarien nur wenig umfangreich und bleiben zuweilen sogar an Volumen hinter manchen Synascidien zurück. So misst z. B. der Eierstock der *Molgula georgiana*, die ungefähr eine Länge von 14 mm erreicht, nur 0,8 mm in der Länge und 0,4 mm im Maximum der Breite (Michaelsen). Für die kleinsten Monascidien, *Styela pusilla* und *Bathyoncus minutus*, fehlen mir leider jede Anhaltspuncte zur Bestimmung der Ovariengrössen, aber bei den höchstens 1 cm grossen *Styelopsis grossularia* der Ostsee erreicht der Eierstock bereits eine ziemlich ansehnliche Länge, denn er erstreckt sich zuweilen über ungefähr $^3/_4$ der grössten Körperaxe. Die Nordsee- und atlantischen Formen dieser Art, die bedeutend grösser werden, besitzen oft 12—13 mm lange Ovarialschläuche.

Bei den grossen Monascidien erlangen die Ovarien eine sehr ansehnliche Grösse, wenn ihrer nur sehr wenige vorhanden sind, und im Allgemeinen gilt der Satz, dass mit der Zunahme der Körpergrösse auch das Volumen der Gonaden wächst. Freilich giebt es davon manche Ausnahmen. Es fällt nicht schwer, die verschiedenen Arten kleinerer Gruppen, selbst innerhalb einer Gattung, in Reihen so anzuordnen, dass die Ovarien eine continuirliche Grössenreihe zeigen. Es seien hier nur einige wenige Beispiele angeführt. Der Eierstock von *Cynthia Stubenrauchi* und *Forbesella tesselata* erreicht eine Länge von 12 mm, *Cynthia sigillata* von 15 mm, *C. morus* von 18 mm, *C. Paessleri*, *Microcosmus spinosus* circa 20 mm. Aehnliche Dimensionen zeigen auch die Eierstöcke der meisten *Styela* und *Molgula*: *Styela armata* 10—14 mm, *St. variabilis* 12—16 mm, *St. spinifera* 28 mm; *Molgula Kophameli* 13 mm, *M. gregaria* 25 mm lang, 20 mm breit. Die grössten bekannten Ascidien besitzen auch die grössten Ovarien: bei *Ascopera gigantea* wird das Ovarium 40 mm lang, bis zu 17 mm breit, bei *Cynthia haustor* beträgt die Länge 40—50 mm (Textfig. 138*A*), bei *Stomatropa villosa* 5—6 cm (Pizon), und ähnliche Dimensionen dürften auch bei *Molgula gigantea* zu finden sein.

Bei den Arten, bei denen die Zahl der Gonaden sehr erheblich steigt, sinkt natürlich das Volumen der einzelnen Polycarpen beträchtlich herab,

wenngleich auch die gesammte Masse an Zeugungsmaterial dann eine sehr bedeutende bleibt.

Die einzelnen weiblichen Polycarpen oder die weiblichen Theile der einzelnen Zwitterpolycarpen können selbst bei den nächstverwandten Formen sehr verschiedene Grössen zeigen. Oft erreichen sie nicht einmal 1 mm in ihrer grössten Länge und bleiben, wenigstens an gewissen Stellen, sogar hinter den Endocarpen an Umfange zurück. Um sie von diesen sicher zu unterscheiden, bedarf es dann oft der mikroskopischen Prüfung, wenn nicht schon aus einer früheren Untersuchung Farben- und Gestaltunterschiede bekannt sind. Es scheint mir, dass die Grösse dieser in beträchtlicher Anzahl vorhandenen Ovarien von der gesammten Körpergrösse des Thieres nur sehr wenig abhängig ist, denn häufig genug haben grössere Arten kleinere Geschlechtsdrüsen. Um nur ein Beispiel zu erwähnen, sei bemerkt, dass die Polycarpen bei den beiden kleinen, nur 10—20 oder 15—20 mm langen *Polycarpa tenera* und *P. comata* die verhältnissmässig bedeutende Grösse von nahezu 2,4 mm erreichen können, während sie in der ungefähr 3 cm grossen *P. rustica* nur circa 1,2 mm lang werden. Wichtiger dürfte der Zusammenhang und die Abhängigkeit der Grösse der Gonaden von deren Zahl sein. Im Allgemeinen sind die Polycarpen um so kleiner, je zahlreicher sie sind, wenngleich nicht verschwiegen werden darf, dass es auch davon Ausnahmen giebt; doch sind diese vielleicht nicht so auffallend, wie die, die eben angeführt wurden, um zu erweisen, dass die Grösse der Polycarps von der des Gesammtkörpers ziemlich unabhängig ist. Bei manchen *Polycarpa* finden sich umgekehrt nur wenige, aber verhältnissmässig grosse Geschlechtsdrüsen, und es besteht ein ganz allmählicher lückenloser Uebergang zu dem Typus der Ovarien, wie ihn die Gattung *Styela* mit ihren wenigen und grossen Eierstöcken zeigt, und das ist auch der Grund, weshalb manche Systematiker die Gattung *Polycarpa* als eine wohlberechtigte nicht anerkennen wollen. Es wird weiter unten darauf noch näher eingegangen werden müssen.

Der Eileiter, der, wie erwähnt, als ein schärfer abgegrenzter Abschnitt des weiblichen Fortpflanzungsapparates nicht immer hervortritt, ist in der Regel ziemlich kurz. Unter den Synascidien erreicht er bei vielen Polycliniden eine im Verhältniss zum Gesammtkörper bedeutende Länge, aber bei der Kleinheit dieser Thiere übertrifft er wohl nur selten 1 oder 1,5 mm, und kaum länger wird er in der Gattung *Perophora*, obgleich er hier sehr stark gekrümmt verläuft (vgl. Textfig. 17 u. 18, p. 158, Textfig. 110, p. 448). Erheblich länger wird er bei *Clavelina*, in deren grossen, erwachsenen Individuen er mehr als 10 mm erreichen kann. Nicht viel länger wird er bei einigen der grössten Monascidien, die wir überhaupt kennen, denn bei *Ascopera gigantea* wird er nur 12 mm lang, freilich bei einem Durchmesser der Röhre von circa 3 mm. Aehnlich dürften sich *Molgula gigantea* und die anderen grössten Molguliden und auch Cynthien verhalten, bei denen fast ausnahmslos der Eileiter verhält-

nissmässig kurz ist. Für die traubenförmigen Ovarien bezieht sich diese Angabe allerdings nur auf die frei aus der Geschlechtstraube hervorragenden Endabschnitte und nicht auch auf die im Inneren des Ovariums verlaufenden, sich vielfach verzweigenden Sammelcanäle, in denen die reifen Eier aus den entferntesten Eierstocksbläschen dem gemeinsamen Oviduct zugeführt werden. Würde man diese Abschnitte dem Oviduct zurechnen, so reichte dieser durch das ganze Ovarium hindurch. Wie aber bereits oben (p. 634, 640) ausgeführt wurde, besteht häufig überhaupt keine scharfe Grenze zwischen dem Eileiter und dem die Eizellen producirenden Ovarium, da neben den noch in der Ovarialwand steckenden jungen Keimzellen Flimmerzellen liegen, die auch dem Eileiter bereits zugerechnet werden können. Solche Verhältnisse findet man in den meisten Ovarien, sowohl in den sackartigen (vgl. Textfig. 139), als auch in den traubenförmigen.

Bei manchen Monascidien erreicht aber auch dieser freie Endabschnitt des Eileiters, in dessen Bereich niemals mehr Eier sprossen, eine sehr bedeutende Länge, die die oben angeführten Zahlen um ein Erhebliches und Mehrfaches übertrifft. Das ist besonders bei den Gattungen *Ascidia* und *Ciona* und deren

Fig. 139.

Querschnitt durch die rechte Zwitterdrüse mit den benachbarten Organen einer *Molgula occulta*, $^{21}/_{1}$. *A* Ein Stück der Eileiterwand aus demselben Schnitt bei stärkerer Vergrösserung $^{195}/_{1}$. *B* Aus demselben Schnitt der Durchschnitt durch den Samenleiter, stärker vergrössert, $^{504}/_{1}$.

a = äussere Wand des Peribranchialraumes; *bg* = Bindegewebe; *ec* = ektodermales Hautepithel; *el* = Eileiter; *h* = Hoden; *hh* = Herzhöhle; *hz* = Herzwand, Myocard; *ns* = Nierensack; *oh* = Ovarialhöhle; *or* = Ovarium; *ph* = Peribranchialraum; *pc* = Pericardwand; *ph* = Pericardialhöhle; *vd* = Vas deferens, Samenleiter; *vd,* = kleinere Vasa efferentia, aus den einzelnen Hodenfollikeln entspringend.

Verwandten der Fall. Die Mündungsstelle des Eileiters liegt dann zumeist der Egestionsöffnung ziemlich nahe; das Ovarium ist entweder sehr weit davon entfernt im hintersten Leibesabschnitt gelegen — und dann verläuft der Eileiter trotz seiner bedeutenden Länge ziemlich gerade (*Ciona*), oder die directe Entfernung ist weniger bedeutend — dann zieht der Oviduct in weitem Bogen hin (*Ascidia mentula*). Einige Grössenangaben über solche Eileiter dürften genügen. Bei *Corynascidia Suhmi* wird der Oviduct ungefähr 2 cm lang, bei *Hypobythius calycodes* etwa 3,5 cm; in grösseren Thieren der *Ascidia mentula* misst er 4 cm, und in voll ausgewachsenen grossen *Ciona intestinalis* kann man leicht Eileiter finden, die länger als 6 cm sind.

Eine besondere Besprechung erfordern die häufig sehr auffallenden Grössenunterschiede der Ovarien oder Zwitterdrüsen eines Thieres. Dass zwischen den zahlreichen kleineren Polycarpen namentlich der Gattung *Polycarpa* und auch mancher Polystyeliden (*Goodsiria* oder *Polyzoa coccinea*) Grössenunterschiede bestehen, ist oben schon angedeutet worden. Gewöhnlich halten sich diese Differenzen innerhalb enger Grenzen, und es sind dann häufig nur die jederseits an den Rändern sowohl vorn und hinten, wie ventral und dorsal gelegenen Zeugungsdrüsen, die weniger umfangreich entwickelt sind. Doch finden sich zuweilen auch sehr bedeutende Verschiedenheiten der Grösse, und diese Unterschiede treten nicht immer ausschliesslich in der Weise auf, dass nur die peripher gelegenen Ovarien in jeder Gruppe durch besondere Kleinheit auffallen. So sitzen z. B. bei *Polycarpa varians* zwar ebenfalls kleine Gonaden besonders an der Dorsalseite, aber auch an allen anderen Stellen bemerkt man sehr erhebliche Grössenunterschiede, so dass ein Polycarp das benachbarte um ein Mehrfaches an Volumen übertreffen kann (vgl. Fig. 8, Taf. XXVI). Eine bestimmte Gesetzmässigkeit in der Stellung der grossen und kleinen Gonaden scheint hier aber, abgesehen von den Randpartien, nicht zu bestehen (vgl. auch oben, p. 637).

Häufig aber sind in gesetzmässiger Weise die Ovarien einer bestimmten Seite viel schwächer entwickelt als auf der anderen. Sehr oft erklärt sich dieses unsymmetrische Verhalten daraus, dass neben dem ganz einseitig gelagerten Darmtractus zu einer vollen Entfaltung der Propagationsorgane nicht hinreichend Raum bleibt, oder dass doch wenigstens die Nachbarschaft des Verdauungstractus die Entwickelung der Genitalien ungünstig beeinflusst. Denn diese Asymmetrie betrifft nicht nur die Ovarien, sondern in gleicher Weise fast immer auch die Hoden; und in den meisten Fällen, in denen beide zu einer Zwitterdrüse vereinigt sind, erscheint diese in ihrer Gesammtmasse auf der einen oder anderen Seite verkürzt oder kräftiger entwickelt. Es beziehen sich daher alle hier angeführten Beispiele auch auf eine asymmetrische Ausbildung der männlichen Geschlechtsorgane.

Bei allen Cynthideen liegt der Verdauungstractus links, und häufig sind daher die Gonaden der rechten Körperseite stärker ausgebildet.

Findet sich jederseits nur ein Drüsenschlauch, so fällt der rechte durch seine bedeutendere Länge und grössere Dicke auf. Zuweilen sind die Unterschiede nur sehr unbedeutend (die meisten *Cynthia* und *Microcosmus*, *Forbesella tesselata*), und in vielen Fällen sind sie überhaupt nicht vorhanden, so dass volle Symmetrie gewahrt bleibt. Nur selten tritt der Fall ein, dass die linke, neben dem Darm gelegene Gonade grösser ist als die andere (*Cynthia sigillata* nach Lacaze-Duthiers und Delage). Das asymmetrische Verhalten der beiden Gonaden zeigt sich selbst bei den nächst verwandten Arten häufig recht verschieden stark ausgeprägt, und auch starke individuelle Grössenschwankungen fehlen nicht. Besonders lehrreich ist in dieser Beziehung die Gattung *Styela*, deren Geschlechtsorgane so verschieden sind, dass es leicht wäre, dieses Genus in mehrere zu zerlegen, wenn man ein Verfahren hier zur Anwendung bringen wollte, das in anderen Gruppen geübt wurde. Es gelingt unschwer, eine Reihe *Styela*-Arten zusammenzustellen, die mit zwei gleich grossen oder nur kaum merklich verschiedenen, symmetrisch gelagerten Gonaden anhebt*) (*Styela Curtzei*, *St. Nordenskjöldi*), zu asymmetrischen Formen hinüberführt, bei denen die rechte Gonade ausserordentlich gross, die linke dagegen zwerghaft klein ist (*Styela cerea* Sluiter), und die endlich mit nur einseitig rechts entwickelter Zwitterdrüse endigt (*Styela rustica*, *St. uniplicata* Bonnevie). Bei den *Styela*, bei denen jederseits zwei oder mehr Gonaden vorhanden sind, prägt sich die Asymmetrie nicht nur in einer bedeutenderen Grösse der einzelnen Geschlechtsschläuche (*St. clava* Drasche, *St. Greeleyi* Ritter), sondern auch dadurch aus, dass rechts die Anzahl der Drüsen eine bedeutendere ist. In dem folgenden, die Zahl der Gonaden behandelnden Abschnitt wird man darüber nähere Angaben finden. Die gleichen Asymmetrien wie die Zwitterdrüsen zeigen bei *Styela* die Ovarialschläuche, wenn sie als selbstständige, von den Hoden räumlich ganz getrennte Gebilde auftreten. Textfig. 121, p. 500, und Fig. 1, Taf. XXVI, zeigen verschiedene Typen des Verhaltens der Eierstöcke bei *Styela armata* und *St. variabilis*. Ganz abweichend scheint sich *Styela Etheridgii* zu verhalten, wenn sich nicht vielleicht in die Angaben Herdman's (1899) ein Irrthum eingeschlichen hat. Hier soll nämlich bei den meisten Individuen das rechte und nicht das linke Zwitterorgan nur in rudimentärer Ausbildung vorhanden sein, ja zuweilen soll es vollkommen fehlen, so dass nur einseitig links, neben dem Darm, das Geschlechtsorgan bestehen bleibt.

*) Es ist oft sehr schwer, manchmal überhaupt nicht ausführbar, aus den Darstellungen der früheren Autoren Sicherheit darüber zu gewinnen, ob die Gonaden der rechten und linken Seite sich gleichen oder nicht, und welcher Art dann die Verschiedenheiten sind. Zuweilen sind die Zwitterdrüsen sehr verschieden gross, aber die Grössenunterschiede betreffen nur die eine Art der beiden Geschlechtsorgane. So betont z. B. Bonnevie (1896), dass die viel bedeutendere Grösse der rechten Gonade bei *Styela bathybia* lediglich dadurch hervorgerufen wird, dass die Hoden dieser Seite viel umfangreicher ausgebildet sind als links, während die Ovarien auf beiden Seiten sich gleichen.

Vielleicht häufiger als bei den Styelinen findet sich Asymmetrie der Geschlechtsorgane bei den Bolteninen. Auch in dieser Gruppe liegt der Verdauungstractus mehr oder minder weit nach links verschoben, und es fehlen denn auch nicht Beispiele dafür, dass die rechtsseitigen Gonaden besser entwickelt sind (*Boltenia tuberculata*, *Culeolus Murrayi*, *Fungulus*, Herdman). Häufig ist aber auch der Geschlechtsapparat der linken Seite, der zwischen und an der Darmschleife liegt, der umfangreichere (*Boltenia elegans*, *Culeolus perlucidus*).

Auch bei den Molgulidengattungen, die rechts und links je eine Gonade tragen, können diese in der Grösse sich voneinander unterscheiden, und auch hier ist es wohl zumeist die linke, neben dem Verdauungstractus gelegene, die in der Ausbildung mehr oder minder hinter der anderen zurückbleibt (*Ctenicella rugosa* nach Pizon, *Molgula* oder *Anurella oculata*, *Molgula simplex*, *Ctenicella appendiculata* nach Lacaze-Duthiers). Durch weiter vorschreitende Rückbildung der linken Drüse bis zum völligen Schwund würde sich die Entstehung der Pizon'schen Gattung *Gamaster* erklären, die nur eine rechts gelegene Gonade besitzt. Für die Gattungen *Eugyra* und *Bostrichobranchus* (*Eugyriopsis* Pizon), deren einzige Zwitterdrüse links liegt, scheinen Uebergangsformen einer allmählichen Rückbildung der rechten Gonade zu fehlen.

d. Die Farbe.

Die Farbe der Ovarien wechselt zumeist erheblich im Laufe des Lebens eines Thieres, denn sie ist verschieden in jungen, von der Geschlechtsreife noch weit entfernten Individuen und in alten, wenn reife Eier die Ovarialhöhlen und den Eileiter erfüllen. Wohl immer erscheint der reife Eierstock dunkler, intensiver pigmentirt als der jugendliche. Bei *Stolonica aggregata* verwandelt sich z. B. der Farbton aus einem zarten Rosa in ein dunkles Roth, bei *Styelopsis grossularia* aus einem schmutzigen Grau in ein leuchtendes Roth. Ganz junge Embryonalstadien der Gonaden zeigen gegenüber den anderen Geweben des Thieres zumeist überhaupt keine Besonderheiten der Färbung. Das ist freilich auch häufig im geschlechtsreifen Thier der Fall, und namentlich bei manchen Cynthideen, deren Organe mit reichem rothem Pigment ausgestattet sind, hebt sich das Ovarium kaum durch einen besonderen Farbenton von der Umgebung ab.

Ein helleres oder dunkleres Roth zeichnet ausser den reifen Eierstöcken der obengenannten Formen noch viele andere Cynthideen und Styelinen aus (*Heterocarpa glomerata*, *Microcosmus spinosus*, *Cynthia morus* u. s. w.), und auch in vielen anderen Gruppen kehrt die gleiche Farbe wieder (*Didemnoides macroophorum*). Zuweilen geht der rothe Farbton in ein mehr oder minder scharf ausgeprägtes Orange über (*Polycarpa rustica*, *Molgula echinosiphonica*), und recht häufig finden sich auch gelbe (*M. socialis*), zuweilen intensiv schwefelgelb leuchtende Ovarien (*Styela spirifera*,

Styela canopus). Bei manchen Molguliden (*Molgula*, *Ctenicella*) zeigt, wie aus den colorirten Abbildungen früherer Publicationen zu entnehmen ist, das gelbe Colorit einen mehr oder minder stark nach Grün hinneigenden Schimmer, ohne aber wohl kaum jemals rein grün zu sein. Ebenso gehen gewisse rothe Farbentöne in braune und gelblichweisse in graue über. Sehr selten zeigt sich, aber immer nur mit anderen Farben vermischt, ein bläulicher Schein; violett, allerdings nicht ausnahmslos bei allen Individuen, sind die Eierstöcke der *Cynthia sigillata*, *Polycarpa tuberosa*. Bei diesen Formen sind nämlich, wie Lacaze-Duthiers und Delage bemerken, die Ovarien häufig auch rosafarben, und ähnliche individuelle Variationen dürften sich vielleicht häufiger finden.

Die Farbe des Eierstocks ist in der Regel von der des Hodens verschieden; manchmal finden sich in einer Zwitterdrüse crasse Farbenunterschiede nebeneinander, so z. B. bei *Polycarpa tuberosa* violett-roth und weiss. Doch werden diese Verhältnisse erst in dem die Farbe der Hoden behandelnden Abschnitt ihre Besprechung finden.

e. Die Zahl.

Die Anzahl der in einem Thiere als räumlich gesonderte, selbstständige Gebilde vorhandenen Ovarien schwankt bei den verschiedenen Arten zwischen Eins und mehreren Hundert. Manchmal ist sie selbst innerhalb grösserer Gruppen constant oder doch nur sehr wenig verschieden, während sie andererseits bei manchen Gattungen und selbst bei einer Art recht erheblich variiren kann.

Ein Ovarium findet sich, sei es mit dem Hoden zu einer Zwitterdrüse eng verbunden, sei es als ein mehr selbstständiges, von diesem getrenntes Organ, bei den meisten Synascidien. Da, wo ein Oviduct nachgewiesen ist, wird man über die Einzahl des Eierstocks nicht im Zweifel sein, auch wenn dieser in mehrere, weiter voneinander entfernte, aber doch noch miteinander im Zusammenhang stehende Portionen getheilt erscheint. Auch die wenigen durch keinen gemeinsamen Eileiter verbundenen Eier mancher Diplosomiden, Distomiden und auch vielleicht noch mancher zu anderen Gruppen gehörenden Formen wird man wohl ausnahmslos einem Ovarium gleichsetzen dürfen, mögen sie auch nicht immer dicht nebeneinander liegen und erst nacheinander ihre Reife erlangen. Ein Ovarium haben auch manche der sogenannten socialen Ascididen (*Clavelina*, *Diazona*, *Ecteinascidia*, *Perophora*), und für mehrere grössere Monascidiengruppen gilt die Einzahl und die Lage des Geschlechtsapparates als charakteristisches Gruppenmerkmal. Das ist bei den Ascidiiden und allen ihren Subfamilien der Fall. Unter den Molguliden haben die Gattungen *Eugyra*, *Eugyriopsis*, *Bostrichobranchus*, *Rhizomolgula* und *Gamaster*, unter den Cynthideen (Styelinen) *Styelopsis*, *Bathyoncus minutus*(?) und *Dendrodoa* nur eine Gonade, und auf die gleiche Zahl sind die Geschlechtsdrüsen bei einzelnen Arten solcher Gattungen beschränkt, die sonst zahlreichere Go-

naden besitzen (*Styela rustica*, *St. uniplicata*, siehe oben p. 647). Auch unter den Polystyeliden, bei denen fast durchweg ziemlich zahlreiche Geschlechtsdrüsen vorhanden sind, erfolgt gelegentlich eine so starke Reduction, dass nur eine Gonade bestehen bleibt. Michaelsen (1900) beschreibt unter dem Namen *Gynandrocarpa placenta* var. *unilateralis* eine Form, die er lediglich für eine Varietät der Herdman'schen *Goodsiria placenta* hält und die nur eine einzige grosse Zwitterdrüse rechts neben dem Endostyl besitzt.

Ich habe bereits oben (p. 633) darauf hingewiesen, dass Van Beneden und Julin diese unpaaren Ovarien auf eine ursprünglich paarige Anlage zurückführen, die sie mit den Eierstöcken der Vertebraten homologisiren, und demnach müssen sie die einzige Gonade durch Verschmelzung von zwei ursprünglich gesonderten, paarigen entstanden erachten. Dass die ontogenetische Entwickelung diese Auffassung nicht mit Bestimmtheit als zutreffend erweist, wird später noch hervorgehoben werden. Auch die eben mitgetheilten Thatsachen über das Vorkommen nur einer Gonade beweisen, dass diese bei mehreren Arten mit Gewissheit auf einer völligen Rückbildung zahlreicher ursprünglich gesonderten Drüsen bis auf eine einzige beruht, und nicht auf Verschmelzung von zwei symmetrisch links und rechts gelegenen. Die nähere Beweisführung findet man weiter unten in dem die Eibildung behandelnden Abschnitt des XIV. Kapitels.

Paarige Ovarien finden sich bei den Synascidien nur seltener und scheinen auf die beiden Familien der Polystyeliden und Botrylliden beschränkt zu sein, bei denen sie allerdings jederseits zumeist gleich in der Mehrzahl auftreten. Immerhin giebt es auch einige Species dieser Familien, die nur zwei Gonaden, je eine rechts und links, besitzen, so z. B. unter den Polystyeliden *Synstyela* (*Gynandrocarpa*) *monocarpa* Sluiter und eine neuerdings von Van Name (1902) unter dem Namen *Diandrocarpa botryllopsis* beschriebene Form. Auch bei zahlreichen Botrylliden*) sind zwei paarig vertheilte Ovarien oder auch Zwitterdrüsen beschrieben und abgebildet worden. Wenn es auch sicher ist, dass eine so beschränkte Zahl Ovarien bei mehreren Gattungen und vielen Arten dieser Familie vorkommen kann, so glaube ich doch, dass zuweilen auch Irrthümer begangen und manche der zahlreicher vorhandenen Ovarien nicht bemerkt worden sind, dann nämlich, wenn das Einzelovarium nur aus einem Ei besteht und nach und nach ein Ei nach dem anderen die Reife erlangt. Neben den grossen, in Furchung begriffenen Eiern und den Hodenlappen sind die jungen, noch unentwickelten Ovarien sehr leicht zu übersehen.

Ein Paar Ovarien, je einen Eierstock rechts und links, haben weitaus die meisten Molguliden, nur die sehr artenarmen, oben bereits angeführten Gattungen besitzen eine unpaarige Gonade, die entweder rechts,

*) Savigny hat den Hoden der Botrylliden für ein Ovarium gehalten und die Ovarien als aus diesem ausgetretene Eier bezeichnet.

oder links liegt. Auch bei den Boltenien und Cynthinen ist das Vorkommen von zwei paarigen Gonaden weitaus vorherrschend, und vielleicht nur bei einigen *Culeolus* und *Cynthia* treten diese in grösserer Anzahl auf. Ausserordentlich variabel verhalten sich in Bezug auf die Zahl der Ovarien die Styelinen, unter denen *Pelonaia*, *Bathyoncus mirabilis*, manche *Styela* (*Styela Curtzei*, *St. cerea*, *St. armata*, *St. bathybia* etc.) jederseits nur einen Eierstock tragen.

Zwei Eierstöcke auf jeder Seite finden sich bei zahlreichen Styelinen (*Styela variabilis**), *St. canopus*, *St. verrucosa*, *St. clava*, *St. Greeleyi*, *St. argillacea*, *St. Steinemi*, *St. Pfefferi*, *St. montereyensis***) u. s. w.) und auch bei manchen Cynthien (*Cynthia Paessleri* Michaelsen). Zuweilen sind nur auf der einen Seite zwei Gonaden ausgebildet, auf der anderen aber nur eine; so z. B. bei *Styela spirifera* links zwei, rechts eine (Michaelsen), oder bei *St. canopoides* und normaler Weise bei *Cynthia morus* links eine und rechts zwei (Roule, Lacaze und Delage).

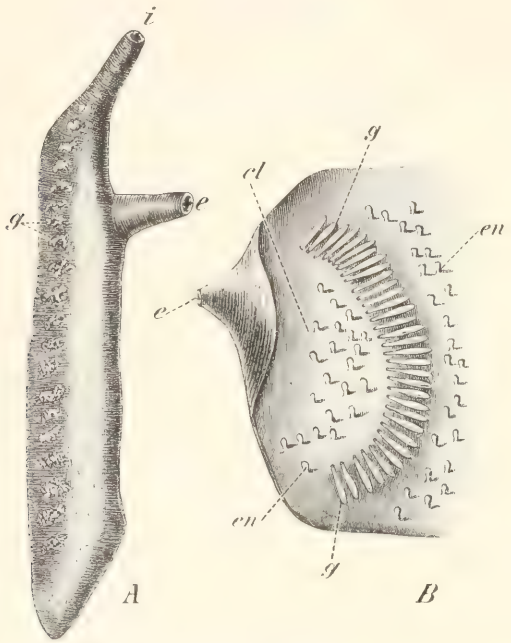
Drei Ovarien jederseits besitzt *Culeolus recumbens*, während die meisten anderen Arten dieser Gattung nur eine Gonade rechts und links führen. Drei Paar Eierstöcke kann man gelegentlich auch bei manchen *Botryllus*, *Botrylloides* und *Polycyclus* und zuweilen auch in der Gattung *Styela* feststellen, doch tritt, wenn so zahlreiche Gonaden vorhanden sind, zumeist eine asymmetrische Anordnung auf, indem auf der einen Seite sich mehr Geschlechtsdrüsen finden als auf der anderen. So zählt man z. B. bei *Styela nisiotis* links drei, rechts oft nur zwei, bei *St. solvens* links drei, rechts fünf Gonaden. Steigt die Gesammtzahl der Geschlechtsdrüsen, so wird auch häufig der Unterschied in der Anzahl der rechts und links sitzenden Drüsen immer bedeutender. Sind die Gonaden, wie es mehrfach in den Gattungen *Styela*, *Polycarpa*, *Goodsiria* (*Polyzoa*), bei *Stolonica aggregata* der Fall ist, in Reihen angeordnet (vgl. Textfig. 140*A* u. *B*), so erscheinen diese oft dort, wo die Gonadenzahl geringer ist, mehr oder minder verkürzt. Es fällt nicht schwer, verschiedene Arten der Gattungen *Styela* und *Polycarpa* oder auch der Polystyeliden so anzuordnen, dass die Anzahl der Gonaden der betreffenden Formen eine progressive Reihe darstellt. Nur einige wenige Zahlen seien hier besonders hervorgehoben. *Styela pinguis* trägt rechts sechs, links nur zwei kürzere Gonaden: rechts sechs, links sieben hermaphroditische Geschlechtsdrüsen hat *Styela* (*Polycarpa*) *anguinea*. Ungefähr sieben bis neun oder zehn Gonaden jederseits finden sich bei *Styela Joannae* (vgl. Textfig. 137*B*), *St.* (*Polycarpa*) *gracilis*, *St. Stimpsoni*: bei *St. Ohlinii* sind links sieben, rechts zehn vorhanden. Beträchtlicher steigt die Zahl, wenn die Geschlechtsdrüsen die

*) Diese *Styela variabilis* Hancock ist höchst wahrscheinlich identisch mit der weiter unten erwähnten *St. canopoides* Heller.

**) *Styela montereyensis* scheint eine der am häufigsten vorkommenden Monascidien an den californischen Küsten zu sein. Sie wurde zuerst von Dall (1871) unter dem Namen *Cynthia montereyensis* beschrieben und später von Fewkes (1889, als *Clavelinopsis rubra*; Ritter (1893) erkannte sie als eine *Styela*.

Form kleiner Polycarpen annehmen; bei den beiden in Textfig. 140 abgebildeten Arten zählt man über 20 und 30 Zwitterorgane auf jeder Seite, und ähnliche Zahlen trifft man bei zahlreichen anderen *Polycarpa* an. Da aber bestimmte Zahlenangaben für diese Gattung fast durchweg fehlen, kann ich hier nur versuchen, aus den vorliegenden Abbildungen annäherungsweise die Polycarpenzahl festzustellen. Sehr häufig sind die Drüsen links viel weniger zahlreich als rechts, und zuweilen können sie neben dem Verdauungstractus und in dessen ganzen Bereich vollkommen

Fig. 140.



A Styela (*Polycarpa*) *procera* Sluiter, nach Entfernung des Cellulosemantels von links gesehen, $^1/_1$. *B Styela* (*Polycarpa*) *clata* Heller (?); Innenansicht der linken Cloakenwand mit Polycarpen und Endocarpen. (Nach Sluiter.) Schwach vergrössert.
cl = Cloakenraum; *e* = Egestionsöffnung; *en* = Endocarpen, Parietalbläschen; *g* = zwitterige Gonaden; *i* = Ingestionsöffnung.

fehlen, während sie rechts überall in den Leibeswandungen mehr oder minder gleichmässig verbreitet sind (*Polycarpa comata*). Die Anzahl der Gonaden ist dann rechts reichlich doppelt so gross wie links.

Verhältnissmässig gering ist die Polycarpenzahl bei *Polycarpa tenera*. Da hier die Drüsen nur ventral, jederseits nahe beim Endostyl, ungefähr in einer Reihe angeordnet sind, ist ihre Entwickelung durch den Darmcanal nicht behindert, und sie finden sich daher rechts und links in der gleichen Zahl. Jederseits zählt man nur etwa 10 voll entwickelte und daneben 6—8 noch unreife Polycarpen. Bei *Polycarpa tuberosa* steigt die Gonadenzahl links auf etwas über 20, rechts auf 40 und mehr, und bei

zahlreichen anderen grösseren Arten erreicht sie auf einer Seite 50—100, ja kann diese letztere Zahl noch sehr bedeutend (ca. 150 bei *P. varians*) übertreffen.

So hohe Zahlen, wie bei den *Polycarpa* vorkommen, werden von keiner Polystyelide erreicht, und ein oder $1^1/_2$ Dutzend auf jeder Seite gelten hier bereits als sehr hoch; dass bei manchen Arten nur eine einzige, ein oder zwei Paar Gonaden vorkommen, ist oben bereits erwähnt worden, und zwischen diesen Extremen finden sich alle beliebigen Zahlen. Häufiger beobachtet man auf der linken Seite nur die geringe Zahl von ungefähr vier Gonaden, während rechts etwa ein Dutzend und mehr vorhanden sind (*Goodsiria* [*Polyzoa*] *falclandica*, *P. lennoxensis*).

Bei denjenigen Arten, deren Polycarpen getrenntgeschlechtlich sind, ist die Zahl der Ovarien natürlich eine geringere, und besonders bemerkenswerth sind die Arten, bei denen streng geschieden auf der einen Seite die Hoden, auf der anderen die Eierstöcke liegen. So zählt man, und zwar nur rechts, bei *Heterocarpa glomerata* 6—8, bei *Allocarpa intermedia* ca. 12, bei *A. Emilionis* ca. 18, bei *A. Zschaui* ungefähr 20 Ovarien, während auf der linken Seite die Anzahl der Hoden zum Theil davon recht erheblich verschieden sein kann.

Schon aus den bisher angegebenen Zahlen ist zu entnehmen, dass bei manchen Arten individuelle Verschiedenheiten der Anzahl der Ovarien vorkommen. Sind viele oder sehr viele Eierstöcke oder Polycarpen vorhanden, so werden solche Schwankungen kaum besonderes Interesse erwecken, selbst wenn die Differenzen recht bedeutend sind. Auffallender werden diese individuellen Verschiedenheiten bei den Thieren, die nur wenige Geschlechtsdrüsen besitzen. So tragen z. B. manche Individuen der *Styela personata* nur eine, andere wieder zwei Gonaden jederseits (Herdman). Auch *St. canopoides* hat nach Roule links meist nur eine, selten zwei, rechts stets zwei Gonaden, während Heller ausnahmslos jederseits zwei antraf. *St. canopus* var. *magalhaensis* Michaelsen trägt ganz ausnahmsweise links nur ein Ovarium; normaler Weise finden sich jederseits zwei. *St. plicata* besitzt links entweder eine sehr grosse Zwitterdrüse oder auch zwei, rechts vier oder fünf (Roule), *St. nisiotis* links drei verästelte, rechts nur zwei oder drei (Sluiter). Gelegentlich kann es bei manchen Individuen sogar zu einem vollständigen Schwund der Geschlechtsdrüse auf einer Seite kommen. So erwähnt Herdman (1899), dass bei *Styela Etheridgii* normaler Weise jederseits eine Gonade vorhanden ist; die rechte ist stets beträchtlich kleiner und kann gelegentlich vollkommen schwinden, so dass der gesammte Geschlechtsapparat schliesslich nur aus einer einzigen Gonade besteht.

Beachtenswerth ist ein abnormales Verhalten, das Lacaze-Duthiers und Delage bei einem Individuum der *Cynthia morus* beobachteten. Gewöhnlich finden sich hier auf der rechten Seite zwei gleich grosse Gonaden, während links an der Darmschlinge nur eine liegt. In dem einen Fall war auch rechts nur eine wohl entwickelte Zwitterdrüse vorhanden;

neben dieser aber lagen noch drei andere, gesonderte Gonadenanlagen, von denen zwei sehr deutlich die langgestreckten männlichen und weiblichen Ausführungscanäle erkennen liessen.

Nicht unerwähnt darf es an dieser Stelle bleiben, dass die genauere Feststellung der Gonadenzahl häufig nicht unerhebliche Schwierigkeiten bereitet, ja, dass es Fälle giebt, in denen man darüber ganz im Unsicheren sein kann, in welcher Weise zu zählen sei. Das kommt nicht nur da vor, wo sich sehr zahlreiche Gonaden entwickelt haben, sondern zuweilen auch bei solchen Arten, die nur sehr wenige Geschlechtsdrüsen besitzen. Im Allgemeinen wird man die Polycarpen ziemlich scharf voneinander abgegrenzt und, wenn sie Zwitterdrüsen sind, mit zwei, wenn sie getrenntgeschlechtlich sind, nur mit einem Ausführungsgang versehen finden. Bei *Polycarpa varians* aber (Fig. 8, Taf. XXVI) fliessen die einzelnen Gonaden ineinander, und man begegnet da kleineren und grösseren, zum Theil weit verzweigten, bald mehr, bald weniger deutlich voneinander abgegrenzten Zwitterdrüsen, die eine sehr wechselnde Zahl Ausführungscanäle tragen. Legt man die Anzahl dieser letzteren zu Grunde, so bestehen die einzelnen Theile des Geschlechtsapparates je nach ihrer Grösse aus zwei oder drei oder auch aus mehr als 30 eng verschmolzenen ursprünglichen Einzelgonaden. Da die Vasa deferentia und Oviducte nur sehr schwer genau zu erkennen sind, ist die Feststellung der Gesammtzahl der ursprünglichen Polycarpen, die gegen 300 beträgt, nicht leicht, und überdies erhebt sich die Frage, ob nicht die kleineren scharf abgesetzten Drüsen, auch wenn sie mehrere Ausführungscanäle besitzen, immer nur als eine Gonade zu zählen seien. Auch auf einen anderen Fall möchte ich hier noch besonders hinweisen, in welchem die ursprüngliche Gonadenzahl zwar nur eine geringe ist, sich aber kaum mit voller Sicherheit feststellen lässt. Bei *Styela Whiteleggii* liegt jederseits eine reich verzweigte, netzförmig gestaltete Gonadenmasse, und zwar rechts eine bedeutend grössere als links. Offenbar entsprechen diese aber nicht nur je einer, sondern mehreren Gonaden der übrigen *Styela*, da mehrere Ausführungscanäle jederseits vorhanden sind. Herdman giebt bestimmte Zahlen nicht an, aber aus der Abbildung lässt sich doch entnehmen, dass auf der einen Seite mindestens zwei, auf der anderen mindestens fünf Geschlechtsdrüsen zu einer einheitlichen Masse miteinander verwachsen sind.

Ob immer eine Mehrzahl von Eileitern, die an einer Gonade auftritt, mit Sicherheit den Schluss gestattet, dass diese durch Verschmelzung mehrerer, ursprünglich getrennter hervorgegangen ist, scheint mir zweifelhaft zu sein. In manchen Fällen ist das aber sicher zutreffend, in anderen scheinen umgekehrt die in mehrfacher Zahl vorhandenen Oviducte darauf hinzuweisen, dass eine Auflösung eines Ovariums in zwei oder mehrere gesonderte sich zu vollziehen beginnt.

So beobachtete bereits Savigny, dass die *Cynthia papillosa* auf jeder Seite ein langes, bandförmiges Ovarium besitzt, das vollkommen hufeisenförmig gekrümmt ist und an beiden freien, dorsal und nach vorn gegen

den Cloakenraum zu gerichteten Enden in einen Eileiter ausläuft. Es hat hier zwar durchaus den Anschein, als ob jederseits zwei ursprünglich gesonderte Gonaden, wie sie sich z. B. bei *Cynthia Paessleri* vorfinden, mit ihren blinden Hinterenden verwachsen wären, indessen deutet, wie mir scheint, das häufige Vorkommen von einer, oft stark gebogenen, aber nur mit einem einzigen Oviduct versehenen Geschlechtstraube in der Gattung *Cynthia* (vgl. Textfig. 138*A*, p. 641) darauf hin, dass bei *C. papillosa* eine nachträgliche Auflösung einer ursprünglichen Gonade in zwei im Entstehen ist, und dass sich dieser Process bei *C. Paessleri* bereits vollzogen hat. Damit würde sich allerdings nur schwer in Uebereinstimmung bringen lassen, dass Roule (1885) bei *Microcosmus vulgaris* die einzelnen grossen Lappen, die jede Gonade zusammensetzen, aus selbstständigen, winzigen bläschenförmigen Anlagen sich bilden sah, die erst später zu einer Gonade zusammenfliessen sollen. Dass zur Zeit der höchsten Geschlechtsreife manchmal zwei Geschlechtsdrüsen sich so innig aneinander legen, dass sie wie eine einheitliche Masse erscheinen, erwähnen Lacaze-Duthiers und Delage für *Cynthia morus*, bei der links immer nur eine, rechts gewöhnlich zwei getrennte Gonaden leicht nachweisbar sind. Doch handelt es sich hier niemals um eine vollkommene Vereinigung und Verschmelzung zweier Drüsen zu einer; denn stets bleiben die Oviducte und Vasa deferentia deutlich voneinander gesondert und unverändert bestehen.

Zwei deutlich gesonderte Eileiter an einem einheitlichen Ovarium treten gelegentlich auch bei *Molgula roscovita* auf. Dann erscheint die rechte Gonade hufeisenförmig gekrümmt, und beide Enden ziehen sich in die ausführenden Canäle aus (Lacaze-Duthiers). Es bietet also hier abnormer Weise die eine der beiden Zwitterdrüsen genau das Bild, das die normal entwickelten Geschlechtsdrüsen stets bei der *Cynthia papillosa* zeigen, und das würde ebenfalls die oben vorgetragene Deutung unterstützen, dass es sich bei dieser Cynthie um eine beginnende Auflösung einer einheitlichen Gonade in zwei handelt. Auch bei *Cynthia pantex* kann die einzige traubenförmige Geschlechtsdrüse, die jederseits auftritt, zuweilen zwei Oviducte besitzen, die als ansehnlich lange Canäle in einiger Entfernung voneinander ziemlich parallel verlaufen. Nach der von Roule (1885) gegebenen Abbildung zu urtheilen, scheinen aber, im Gegensatz zu *Cynthia papillosa*, die Ausführungsgänge nicht aus den entgegengesetzten Enden der Gonaden, sondern sämmtlich aus demselben Abschnitt ihren Ursprung zu nehmen. Das Gleiche ist nach Lacaze-Duthiers und Delage bei *Styela armata* der Fall, nur dass hier die beiden Eileiter eines jeden Ovarialschlauchs in grösster Nähe dicht nebeneinander entspringen und verlaufen (Textfig. 121, p. 500).

3. Die Hoden.

a. Der Bau.

a. So wie das Ovarium im einfachsten Fall einen frei in der primären Leibeshöhle liegenden Zellhaufen darstellt, dem noch der Eileiter und daher die Verbindung mit der Cloakenhöhle fehlt, erweist sich auch die einfachste Hodenform der Ascidien als eine mesodermale Zellgruppe, deren Elemente alle in Spermatosomen zerfallen, wenn die Zeit der männlichen Geschlechtsreife eingetreten ist. Da ein besonderes Vas deferens fehlt, gelangen die reifen Spermatozoen in die Leibeshöhle und in die Blutbahnen, und es besteht somit hier das gleiche Verhalten, das wir bei den Appendicularien beobachteten. Wie diese Spermatozoen nach aussen gelangen, ist durch die directe Beobachtung, wenigstens bei den betreffenden Synascidien, bisher nicht festgestellt worden. Am wahrscheinlichsten geschieht es in der Weise, dass sie zunächst in die Cloake wandern, sei es, dass sie die dünne Peribranchialwand selbstständig durchbohren, sei es, dass bereits Rupturen vorhanden sein müssen, damit sie die Leibeshöhle verlassen können. Vielleicht nehmen aber auch die Spermatozoen den gleichen Weg, auf dem die Eier und Embryonen gewisser Arten ins Freie gelangen, wenn ein Eileiter fehlt (vgl. oben p. 629); die Durchwanderung des zarten Ektodermepithels und des weichen äusseren Cellulosemantels könnte für die beweglichen männlichen Geschlechtszellen kaum unausführbar sein.

Derartige allseitig geschlossene, eines Ausführungscanals entbehrende Hoden sind mehrfach bei einfachen und zusammengesetzten Ascidien beschrieben worden. Es gilt aber hierfür das Gleiche, was oben für die Eileiter erwähnt wurde, dass nämlich zweifellos sehr häufig die vorhandenen Canäle übersehen worden sind. Eileiter und Samenleiter sind sehr oft so innig aneinander gepresst, dass beide ohne Zuhilfenahme von Querschnitten kaum scharf unterscheidbar sind. Daher möchte ich hier nur diejenigen älteren Angaben berücksichtigen, die sich auf solche Arten beziehen, bei denen die Lage der Hoden und Ovarien einen gemeinsamen Verlauf der beiden Ausführungscanäle ausschliesst oder doch wenigstens als sehr unwahrscheinlich erscheint lässt, oder bei denen bisher auch kein Oviduct nachgewiesen werden konnte. Das Letztere trifft für *Synoicum irregulare* zu, bei dem Ritter überhaupt keine ausführenden Canäle beobachtet hat. Bei *Styela armata* und *St. variabilis* haben Lacaze-Duthiers und Delage vergeblich nach einem Vas deferens gesucht. Die erstere Form besitzt jederseits ventral vom schlauchförmigen Ovarium eine wechselnde, aber immer nur geringe Zahl verhältnissmässig grosser, unregelmässig geformter Hoden, die vom Peribranchialepithel überzogen werden und mit diesem verwachsen sind (Textfig. 121, p. 500). Zur Zeit der Hodenreife scheint dieses Epithel zu reissen, und die Spermatozoen werden in grossen Ballen in die Peribranchialhöhle entleert. Auch bei *St. variabilis* trifft man Spermatozoen gelegentlich in grossen Mengen in

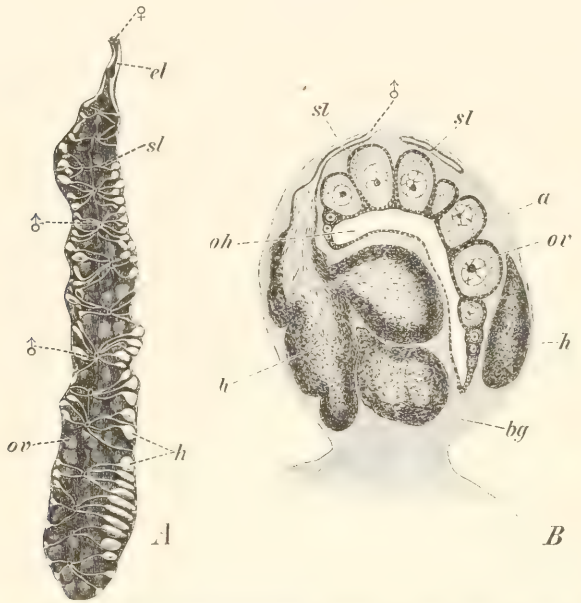
den Peribranchialräumen, und bei dem Mangel von besonderen Samenleitern müsste auch hier eine Dehiscenz der Peribranchialwand vorhergegangen sein. Die Zahl der kleinen selbstständigen Hodenschläuche ist bei dieser Art eine sehr bedeutende (Fig. 1, Taf. XXVI), und man bemerkt, wie zur Zeit der Geschlechtsreife die Spermatozoenmassen als weisse Wolken und Flocken aus den Schlauchspitzen hervortreten (Fig. 20, Taf. XXVI). Gewissheit über das Fehlen der Vasa deferentia könnte freilich erst die Untersuchung von Schnittserien geben, die von den französischen Forschern nicht ausgeführt wurde. Ich darf aber an dieser Stelle nicht unerwähnt lassen, dass die älteren Beobachtungen von Heller (1877) mit diesen jüngsten Angaben von Lacaze-Duthiers und Delage gar nicht übereinstimmen. Heller fand bei seiner *Styela canopoides*, die wohl mit Recht als mit der *St. variabilis* Hancock identisch betrachtet werden darf, auch ohne Ausführung von Schnittserien, dass die Ausführungsgänge der kurzen Hodenschläuche „sich zu einem Vas deferens vereinigen, das längs des Ovariums verläuft und in der Nähe der Cloake ausmündet". Es bedarf keiner weiteren Begründung, dass diese Befunde mit den für andere *Styela* bekannt gewordenen Thatsachen viel besser übereinstimmen.

Aber selbst unter der Voraussetzung, dass bei einigen *Styela* in der That kein Vas deferens vorkommt, erweist sich doch der Bau des Hodens hier insofern schon etwas complicirter, als das Organ von dem umgebenden Bindegewebe durch eine Epithelschicht scharf abgegrenzt ist. Dieses Epithel stellt die Aussenschicht des Hodens selbst dar und entwickelt sich aus den peripheren Zellen der Hodenanlage, die ursprünglich den centralen Elementen ganz glichen. Erst im weiteren Verlauf der Entwickelung tritt die Differenzirung nach zwei verschiedenen Richtungen hin ein, und nur die im Innern gelegenen Zellen verwandeln sich zu Ursamenzellen und Spermatocyten, um weiterhin in die Spermatosomen zu zerfallen, während die peripheren die Wand des Hodenfollikels bilden. Diese besondere Hodenwand, die übrigens, wie weiter unten noch beschrieben werden soll, an manchen Stellen auch in sonst hoch differenzirten Organen schwinden kann, scheint bei *Synoicum irregulare* zu fehlen — wenigstens deutet nichts in Ritter's Darstellung darauf hin, dass sie vorhanden sein möchte — und daher dürfte diese Synascidie den einfachsten Hodenbau unter allen Ascidien aufweisen.

b. Bei allen anderen Ascidien setzt sich die Hodenwand in ein Vas deferens fort, das in die Peribranchialräume oder Cloakenhöhle mündet, so dass die Spermatozoen durch diese nach aussen gelangen können. Das, was oben (p. 630) über den Ursprung und die Bedeutung der beiden Abschnitte des Ovariums bemerkt wurde, gilt in genau der gleichen Weise auch für die beiden Theile des Hodens, für den Samenleiter und den das Keimepithel enthaltenden Hodenfollikel. Nur glaube ich, dass in diesem letzteren vielleicht in allen Fällen, jedenfalls aber sehr häufig, ein Gegensatz zwischen den peripheren Wandzellen und den Innenzellen

hervortritt, wie er sich kaum jemals in gleicher Weise in einem Eierstock findet. Auf jungen Embryonalstadien stellt die Hodenanlage eine gestielte Blase dar, deren Wand aus einem einschichtigen Epithel gebildet wird. Sehr bald beginnen die Zellen sich lebhaft zu theilen, die Blasenwand wird verdickt, und das Lumen füllt sich mit Zellen an. Schon auf frühen Stadien kann ein scharfer histologischer Unterschied zwischen den eingewanderten und den Wandzellen erkennbar sein (Fig. 3, Taf. XXVI).

Fig. 141.



A Die Zwitterdrüse von *Styelopsis grossularia* (sociale Form), von innen gesehen. Nach Lacaze-Duthiers und Delage). Circa $^5/_1$. *B* Querschnitt durch die Gonade derselben Art (Solitärform). $^{100}/_1$.

a = äussere ektodermale Peribranchialwand; *bg* = Bindegewebe der Leibeswand; *el* = Eileiter; *h* = Hodenfollikel; *oh* = Ovarialhöhle; *ov* = Ovarium; *sl* = Samenleiter; ♀ = weibliche, ♂ = männliche Geschlechtsöffnungen.

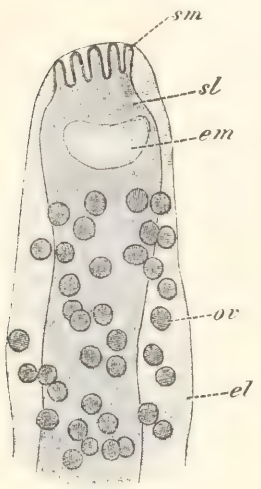
Während die letzteren sich mehr oder minder stark abflachen und lediglich eine Hüllschicht bilden, haben nur die ersteren weiterhin noch für die Bildung der männlichen Geschlechtszellen Bedeutung. Ich will zwar nicht durchaus in Abrede stellen, dass vielleicht da und dort gelegentlich auch noch in der äusseren Hodenfollikelwand ganz entwickelter Organe vereinzelte Zellen vorkommen können, die die Fähigkeit haben, sich zu Ursamenzellen umzuwandeln: allein die Regel ist das sicher nicht, während umgekehrt in der Ovarialwand stets Keimzonen nachweisbar bleiben, in denen die Eier sich bilden (vgl. Textfig. 141), und nur auf gewissen Strecken ein flacheres Epithel sich differenzirt, in dem die Zellen ihren embryonalen Charakter vollkommen verloren haben (vgl. Textfig. 135, p. 632).

Ich habe aber bereits oben angedeutet, dass dieses äussere, flache Hodenfollikelepithel nicht immer an allen Stellen zeitlebens sich erhält: in alten Thieren geht der epitheliale Charakter zuweilen ganz verloren. Indem die Zellen sich immer stärker abflachen und die Kerne in Rückbildung eintreten, so dass sie zuweilen gar nicht mehr nachweisbar sind, wird das Plattenepithel zu einer feinen Membran. Aber auch diese kann stellenweise ganz resorbirt werden. Zur Zeit der vollsten männlichen Geschlechtsreife beobachtet man bei zahlreichen Arten der verschiedensten Familien, wie einige der mächtig sich vergrössernden Hodenfollikel aneinander stossen, verwachsen und unter Auflösung der sie trennenden Membranen ganz ineinander fliessen. Besonders auffallend ist das in den zwitterigen Polycarpen, die nach dem in Textfig. 143 oder in Fig. 9, Taf. XXVI, abgebildeten Typus gebaut sind, wenn hier alle oder die meisten Hodenfollikel sich vereinigen, so dass das Ovarium von einer breiten, einheitlichen Hodenmasse eingeschlossen oder bedeckt erscheint. Doch muss ich an dieser Stelle darauf aufmerksam machen, dass nur eine genaue Untersuchung an Schnitten mit Sicherheit darüber Auskunft giebt, ob wirklich eine vollständige Verschmelzung von Hodenfollikeln stattgefunden hat, oder ob diese sich nur dicht aneinander gepresst haben und durch die Membranen geschieden bleiben. Die Zeichnungen und Beschreibungen, die frühere Autoren gegeben haben, stimmen zuweilen in diesem Puncte nicht genau miteinander überein. So findet man z. B. bei Lacaze-Duthiers und Delage die strotzendreifen Hodenfollikel stellenweise zu einer einheitlichen Masse verschmolzen gezeichnet, während es im Texte heisst, dass die Follikel zwar aneinander gepresst und durch den gegenseitigen Druck in ihrer Gestalt beeinflusst sein können, stets aber getrennt bleiben.

Im Gegensatz zur Wand der Hodenfollikel zeigt die des Samenleiters stets ihren epithelialen Charakter deutlich ausgeprägt, und mehrfach ist sie sogar ganz ansehnlich dick, aus cylindrischen Zellen zusammengesetzt (z. B. *Molgula occulta* in Textfig. 139*B*, p. 645). Gewöhnlich aber wird der Samenleiter von einem feineren, flachen oder platten Epithel gebildet, in dem die Kerne in ziemlich weiten Entfernungen voneinander liegen (Textfig. 135, 136). Uebrigens scheint es, dass die Beschaffenheit des Samenleiters nicht während des ganzen Lebens die gleiche bleibt, sondern auch in erwachsenen Thieren sich noch verändern kann. Wenn zur Zeit der vollsten Hodenreife beträchtlichere Spermamengen aus den Follikeln in das Vas deferens abgestossen werden, erweitert sich dieses unter gleichzeitiger Verdünnung der Wand und Abflachung der einzelnen Zellen. Häufig ist der Charakter des Samenleiterepithels nicht an allen Stellen der gleiche, sondern flachere und cubische oder cylindrische Zellen wechseln in bestimmter Weise ab. Gewöhnlich erweist sich das in die Cloake oder auch in die Peribranchialräume mündende Endstück in etwas eigenartiger Weise differenzirt, indem dieser Abschnitt nicht nur in seiner Gestalt von dem hinteren Canalstück sich

unterscheidet, sondern auch durch beträchtlich verdickte Wandungen und ansehnliche Cylinderzellen sofort auffällt (Textfig. 142). Nach der dem Lumen zugekehrten Seite trägt die Samenleiterwandung ein dichtes Flimmerkleid, und ich glaube, dass dies vielleicht bei sämmtlichen Ascidien der Fall sein wird. Sehr häufig haben allerdings die Autoren Flimmern oder Wimpern im Samenleiter weder erwähnt noch abgebildet, zuweilen sogar deren Abwesenheit besonders hervorgehoben. Indessen ist zu beachten, dass Flimmern bei der Conservirung leicht verloren gehen, und dass überdies ihr Nachweis sehr erschwert wird, wenn das Canallumen von Spermatozoen strotzend erfüllt ist. Stets fand ich die Flimmern sehr fein, so dass sie mit Sicherheit nur bei Anwendung starker Vergrösserungen erkennbar waren.

Fig. 142.



Die in die Cloake mündenden Endabschnitte des Ei- und Samenleiters einer geschlechtsreifen *Ciona intestinalis*, von der Rückseite des Thieres gesehen, ca. $^{24}/_{1}$.

el = Eileiter; *em* = Oeffnungsstelle des Eileiters; *ov* = Eier im Oviduct; *sl* = Samenleiter; *sm* = die in die Cloake sich öffnenden Endcanälchen des Vas deferens.

Die Hoden liegen immer ganz im Mesenchymgewebe eingebettet, und dieses betheiligt sich zuweilen in gewissem Sinne an der Bildung ihrer Wandungen, ohne sich aber dabei in seinem histologischen Bau irgendwie wesentlich zu verändern. Die Bindegewebszellen legen sich zum Theil dicht an das Epithel des Hodenfollikels und des Samenleiters an (Textfig. 136, p. 634), verwachsen mit ihm, so dass beim Versuche, die männlichen Fortpflanzungsorgane freizulegen, stets Mesenchymgewebe an diesen haften bleibt. Da, wo die Hoden oder auch die ganze Zwitterdrüse weit in die Peribranchialräume vorspringen, werden sie und gleichzeitig auch das spärliche Bindegewebe, das sie umgiebt, vom platten äusseren Peribranchialepithel mehr oder minder unvollkommen umschlossen (vgl. Textfig. 141), und bei der makroskopischen Präparation einer Ascidie hat es dann den Anschein, als ob Bindegewebe und Peribranchialwand nur äussere Hüllschichten der Gonaden selbst seien. So erklären sich manche ältere Angaben über den complicirten Bau der Wandungen der Geschlechtsdrüsen. Besonders da, wo zahlreiche Geschlechtsdrüsen in Form von Polycarpen vorkommen, bei Styelinen und Polystyeliden, tritt diese Umhüllung durch das äussere Peribranchialepithel oft sehr deutlich hervor.

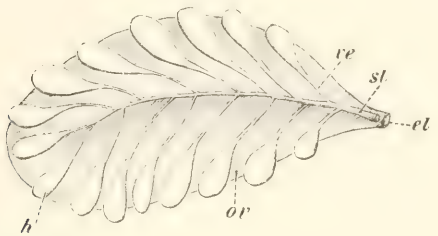
Im einfachsten Falle besteht der gesammte Hoden eines Thieres nur aus einem einzigen Follikel und einem Vas deferens. Das gilt als eines der wichtigsten Merkmale der Familie der Didemniden, doch erweist sich

hier der Samenleiter insofern nicht mehr ganz einfach gestaltet, als er sich mit seinem Anfangstheil spiralig um den Hodenfollikel herumlegt (siehe Textfig. 144). Neuerdings hat Van Name (1902) dieses letztere Merkmal mehr in den Vordergrund gerückt, und er rechnet den Didemniden auch das von Nott (1891) aufgestellte Genus *Polysyncraton* zu, obwohl hier zahlreichere, zuweilen an zehn gesonderte Hodenfollikel vorkommen, die aber alle durch einen spiralig aufgerollten Samenleiter verbunden werden. Ja selbst als Gattungs- und Artmerkmal scheint die Einzahl des Hodenfollikels innerhalb der Didemniden nicht immer ausnahmslos Giltigkeit zu besitzen, denn Van Name beschreibt Varietäten des *Leptoclinum speciosum* Herd., bei denen der Hoden entweder einheitlich oder in zwei glatte Theile getheilt erscheint (var. *bermudense*), oder stets in zwei die Spermatozoen bildende Drüsentheile zerfallen ist, die selbst wieder zweigelappt sein können (var. *acutilobatum*). Diese auffallende individuelle Variabilität dürfte vielleicht die Vermuthung nahelegen, dass zuweilen auch der vollkommen einheitlich und ungelappt erscheinende Hodenfollikel der Didemniden aus zwei oder mehreren eng verbundenen Theilen besteht, die gelegentlich nur weiter voneinander abrücken und dann als mehr selbstständige Abschnitte des Hodens erscheinen können. In der That finden sich solche Unterschiede in einer anderen Synascidienfamilie, nämlich bei den verschiedenen Arten der Michaelsen'schen Gattung *Allocarpa*, bei der allerdings in jedem Individuum zahlreichere, von einander gänzlich gesonderte Hoden vorhanden sind. Jeder Hoden von *A. Emilionis* besteht aus einer einzigen, einfachen Blase; bei *A. intermedia* ist diese Blase nicht mehr ganz einfach, sondern durch einen, häufiger durch zwei oder drei nur wenig tiefe Einschnitte in mehrere Partien unvollständig getheilt, bei *A. Bridgesi* bestehen zahlreiche Verästelungen des schlauchförmigen Hodenfollikels. Auch bei vielen grösseren Ascidien erscheint der Hoden, makroskopisch betrachtet, wie ein homogener, solider Körper, bei der mikroskopischen Untersuchung aber, namentlich von Schnitten, treten sofort die einzelnen dicht aneinander gepressten, verwachsenen Follikel hervor. Dem gegenüber ist allerdings zu berücksichtigen, dass selbst die grössten Didemniden stets einen sehr kleinen Hoden besitzen, der nur Bruchtheile eines Millimeters misst und als ein Organ der Fortpflanzung überhaupt nur unter dem Mikroskop erkannt werden konnte, ohne dass dabei eine Zusammensetzung aus einzelnen Lappen beobachtet wurde.

Complicirter gestalten sich die Hoden, wenn stets, so wie es ausnahmsweise bei Didemniden der Fall war, zwei und mehr Hodenfollikel an einem Vas deferens hängen. Sehr gering ist die Follikelzahl immer nur dann, wenn die Gesammtgrösse des Thieres eine unerhebliche ist: bei Diplosomiden und manchen Distomiden und auch Polycliniden; und es hält nicht schwer, die verschiedenen Arten nach der Anzahl der Follikel in ihrem Hoden in einer ganz continuirlichen Reihe anzuordnen. Mehrere der hier erwähnten Species findet man als Textfiguren in dem die Syste-

matik der Ascidien behandelnden Kapitel so abgebildet, dass auch die einzelnen Hodenfollikel deutlich hervortreten. So sieht man nur zwei grosse, kugelige Follikel bei *Diplosoma carnosum*, und es scheint, dass dieses Merkmal für alle Arten dieser Gattung und für *Diplosomoides* allgemein giltig sei. Einer Auflösung des Hodens in eine grössere Zahl Lappen die allerdings nicht so scharf voneinander getrennt sind, wie die beiden Follikel der Diplosomiden, begegnet man bei *Perophora Listeri*, bei der die einzige männliche Keimdrüse häufig nur in drei bis vier Theile unvollkommen gespalten erscheint (Fig. 4, Taf. XXVI). Nur wenig zahlreichere, etwa fünf bis sechs Hodenfollikel findet man bei manchen Botrylliden und bei Lahille's (1890) *Diplosomoides Lacazei*, die aber jedenfalls nicht in Herdman's Gattung *Diplosomoides* hineingehört, sondern viel-

Fig. 143.



Schematische Darstellung des Baues einer Zwittergonade gewisser *Polycarpa*. *el* = Eileiter und seine Mündung; *h* = Hodenfollikel; *ov* = Ovarium; *sl* = Samenleiter, Vas deferens; *ve* = Vasa efferentia, Canälchen, die die einzelnen Hodenfollikel mit dem Samenleiter verbinden.

leicht ein *Leptoclinum* ist. Uebrigens unterliegt bei diesen, sowie bei fast allen anderen Arten die Follikelzahl des Hodens ziemlich weitgehenden individuellen Schwankungen, und vielfach scheint es, dass bei günstigen Ernährungsbedingungen der Thiere längere Zeit hindurch eine Neubildung und Vermehrung von Hodenfollikeln durch Spaltung der älteren erfolgen könne. So schwankt die Zahl der recht scharf gesondert daliegenden Follikel bei *Polysyncraton amethysteum* Van Name zwischen fünf und mehr als zehn, bei *Heterotrema Sarasinorum* zwischen acht und sechzehn. Kaum ein Dutzend zählt man bei *Cystodites cretaceus* Drasche, wenig mehr bei *Colella concreta* Herd., etwa $1^1/_2$ Dutzend bei *Circinalium concrescens*, *Amaroucium colelloides* Herd., zwischen 20 und 30 bei *Polyclinum fungosum* Herd., *Distaplia lubrica*, 30—40 bei mehreren *Distoma* (*D. crystallinum* Drasche) u. s. w. In den grossen Hoden der grossen Ascidien steigt die Zahl auf Hunderte und Tausende, und die einzelnen Follikel sind oft so wenig scharf voneinander gesondert, dass sich eine

genauere Zählung überhaupt nicht ausführen lässt, weil man oft im Unsicheren bleibt, ob es sich nur um eine einfache Lappung eines Hodenfollikels handelt, oder ob man bereits zwei gesonderte zählen soll (vgl. hier auch Textfig. 139, p. 645).

Wo sich zahlreichere, schärfer voneinander gesonderte Hodenfollikel finden, erfährt auch der Bau des Ausführungscanals eine Complication, indem sich zwischen das eigentliche Vas deferens und die Follikel Zwischenstücke einschieben, die als Vasa efferentia oder Follikelcanälchen zu bezeichnen sind. Diese letzteren vereinigen sich also erst zum Vas deferens oder Samenleiter (Textfig. 143). Die Verbindung und Vereinigung erfolgt bei den verschiedenen Arten in verschiedener Weise, und die Gestalt des ausführenden Canalsystems erweist sich daher, wie im folgenden Abschnitt näher ausgeführt ist, als recht mannigfaltig.

Der histologische Bau der Vasa efferentia ist im Wesentlichen der gleiche wie der des Vas deferens. Die Wand besteht aus einem einschichtigen, innen bewimperten Epithel, dessen Zellen in der Regel nur mässig hoch, oft annähernd cubisch geformt sind und zumeist in der Grösse hinter den Elementen des Samenleiters ein wenig zurück bleiben.

b. Die Gestalt.

a. Die Form des Hodens hängt in erster Linie *von der Zahl und der Anordnungsweise der Hodenfollikel* ab. Findet sich nur ein Follikel, so erscheint der Hoden so wie jener kugelähnlich. Sind die zahlreicheren Follikel voneinander wohl gesondert, so zeigt die Drüse meist eine traubenähnliche Gestalt, weil die Hodenbläschen mit kurzen oder längeren Canälchen allseitig dem Vas deferens sich ansetzen (*Distoma crystallinum*, *Distaplia lubrica*). Sind die Vasa efferentia verhältnissmässig lang und entspringen sie überdies alle ziemlich dicht nebeneinander am Hinterende des Samenleiters, so erinnert das Aussehen an eine Quaste, oder besser an eine gestielte vielriemige Peitsche, deren Enden mit Bleikugeln versehen sind (*Heterotrema Sarasinorum*). Zuweilen sind aber auch alle Follikel einzeilig nur an einer bestimmten Seite des Vas deferens angeordnet und erscheinen dann wie eine Franze, deren einzelne Fäden geknöpfte Enden besitzen (*Circinalium concrescens*, *Amaroucium globosum*, *Psammaplidium subviride*). Zwischen diesen drei Typen giebt es zahlreiche Uebergangsformen, und namentlich bei manchen Polycliniden wird man im Zweifel sein können, ob man den Hoden nur als eine etwas unregelmässigere Form des letzten Typus oder als eine besonders schlanke einfache Traubenform betrachten soll. Nicht immer verhalten sich auch alle Individuen völlig übereinstimmend, und bei den einen scheint dann die eine, bei den anderen die andere Hodenform stärker ausgeprägt zu sein.

Sind die einzelnen Hodenfollikel nicht so scharf voneinander abgetrennt, dass jeder sein eigenes, deutlich gesondertes Vas efferens er-

kennen lässt, so bezeichnet man die Drüse als gelappt (*Perophora*) oder, wenn die einzelnen Theile ziemlich regelmässig um einen Mittelpunct angeordnet sind, als rosettenförmig (*Cystodites cretaceus, Diplosomoides* [?] *Lacazei*). Es liegt auf der Hand, dass zwischen solchen weniger scharf gesonderten Hodenfollikeln und den deutlich gestielten kein principieller, sondern nur ein gradueller Unterschied besteht, und entwickelungsgeschichtlich erscheinen die letzteren auf frühen Stadien in der Gestalt der ersteren. Daher findet man denn auch bei den verschiedenen Arten einer Gattung, ja sogar bei verschiedenen Individuen derselben Species, die einen oder die anderen Follikelformen vorherrschend, und häufig genug sieht man beide nebeneinander in einem Hoden. So kann ein rosettenförmiger Hoden sich auch aus vorherrschend gestielten Follikeln zusammensetzen, deren kurze Vasa efferentia alle in das hinterste Ende des Samenleiters einmünden (*Cystodites durus*).

In allen diesen angeführten Fällen ist jeder einzelne Follikel für die Gesammtform des Hodens von Wichtigkeit, denn es handelte sich um mikroskopisch kleine Geschlechtsdrüsen kleiner Synascidien, deren Gestalt nur unter Zuhilfenahme mässig starker Vergrösserungen bestimmt werden konnte, wobei dann sofort auch die einzelnen Follikel hervortraten. Die Zahlen dieser letzteren hielten sich dann auch in verhältnissmässig engen Grenzen (vgl. p. 662).

Es giebt aber auch solche kleine Hoden, deren Follikel so wenig als selbstständige Gebilde hervortreten, dass das ganze Organ auch unter dem Mikroskop sack- oder schlauchförmig erscheint bei ziemlich glatter oder leicht gebuckelter Oberfläche. Auch wenn, wie es z. B. bei manchen Polycliniden (*Amaroucium proliferum* M. Edw.) der Fall ist, die äusseren Hodenfollikel recht bemerkbar hervorragen, kann doch die Schlauchform im Wesentlichen gewahrt bleiben. Als mehr oder minder glattwandige Schläuche oder cylindrische Körper beobachtet man die Hoden öfters da, wo sie sich in grösserer Zahl in einem Individuum vorfinden (Polystyeliden; *Styela, Polycarpa*). Fig. 10 und 20, Taf. XXVI, zeigen solche schlauch- und blasenförmige Hoden von einer *Polyzoa* und *Styela*. Zuweilen geht die Schlauchform bei Verdickung des einen und Verdünnung des anderen Endes in eine unregelmässige Flaschenform über.

Vergrössert sich aber der Hoden bei gleichzeitiger sehr bedeutender Vermehrung der Follikel so beträchtlich, dass er auch dem unbewaffneten Auge bei der Section des Thieres deutlich als ein besonderes Organ sichtbar wird, so wird ein einzelner und oft auch eine Gruppe weniger Follikel für die Gesammtform ziemlich bedeutungslos, und nur relativ grössere, aus zahlreicheren Einzelfollikeln sich zusammensetzende Gruppen kommen dann in Betracht. Allerdings gestatten die Abbildungen und Beschreibungen, die frühere Autoren von gewissen Hodenformen gegeben haben, diesen Schluss nicht ohne Weiteres; im Gegentheil wird sogar häufig eine Gruppe von dicht benachbarten primären Follikeln einfach „Hodenfollikel" oder „Hodenbläschen" genannt und als ein durchaus ein-

faches, nicht aus verschiedenen Theilen zusammengesetztes Gebilde gezeichnet. Es ist daher nicht immer ganz leicht und in vielen Fällen überhaupt nicht ausführbar, den wahren Aufbau des Hodens aus den älteren Publicationen zu erschliessen, und eine genauere Nachuntersuchung bei zahlreichen Species scheint mir daher sehr wünschenswerth zu sein, um über das Verhalten der kleinen primären Follikel vollen Aufschluss zu erhalten. So bestehen z. B. offenbar die einzelnen, wie gestielte Beeren am Vas deferens hängenden Hodenläppchen bei *Molgula Bleizi* (Fig. 18, Taf. XXVI) immer aus sehr zahlreichen primären Follikeln, während das in der gleichen Weise für die äussersten in der Zeichnung (Fig. 15, Taf. XXVI) zu sehenden Endzweige des Hodens der *Molgula solenota* kaum allgemein gelten dürfte: jedenfalls kann hier auch in den grössten Endzweigen nur eine viel geringere Zahl Follikel, in den kleinsten vielleicht nur ein einziger vorhanden sein. Auch die Terminalbläschen, die im Hoden zahlreicher durch Polycarpen ausgezeichneten Arten, besonders der *Polycarpa*, sich finden (vgl. Textfig. 143, Fig. 9, Taf. XXVI), dürften vielleicht nur auf frühen Ausbildungsstufen einen einzigen primären Hodenfollikel darstellen (z. B. *Polycarpa tuberosa*), nach Erlangung der vollen Geschlechtsreife aber einer ganzen Follikelgruppe entsprechen, die durch Theilung und Lappung des ursprünglichen entstanden ist.

Die Hoden, an denen man schon mit freiem Auge solche Follikelgruppen unterscheiden kann, erweisen sich in ihrer Gestalt sehr mannigfaltig. Häufig erscheint die ganze Drüse in zahlreiche ganz bestimmt gelagerte Abschnitte zerfallen, die alle annähernd von gleicher Grösse und recht scharf voneinander gesondert sind; nur die verbindenden Canäle vereinigen alle Theile zu einem Ganzen. Sehr oft liegen dann die einzelnen Hodenpartien in zwei Reihen, die sich an einem Ende hufeisenförmig aneinander schliessen können, regelmässig vertheilt, wie es z. B. die zuletzt erwähnten Abbildungen für die Gattung *Polycarpa* zeigen, wie es aber auch bei Molguliden (*Molgula Bleizi* in Fig. 18, Taf. XXVI) vorkommt. In anderen Fällen sind die einzelnen Hodentheile zahlreicher und unregelmässiger angeordnet: sie liegen oft noch annähernd einschichtig in einer Fläche (*Molgula solenota* in Fig. 15, Taf. XXVI), zumeist aber sind sie in dem dem Eierstock oder Darmcanal benachbarten Raum so vertheilt, dass man sie auf jedem beliebig geführten Durchschnitt in mehreren oder zahlreichen Schichten nebeneinander gelagert sieht (*Ciona*, *Ascidia*). In diesen letzteren Fällen darf man die Hoden als traubenförmig bezeichnen, wenngleich die Anordnung der einzelnen Beeren eine sehr unregelmässige, die Grösse eine sehr verschiedene sein kann. Mehr oder minder traubenähnlich findet man auch die Hoden mancher Molguliden. Bei *Molgula echinosiphonica* sind die kugeligen Follikelgruppen lang gestielt und wenig zahlreich; und bei manchen Individuen erscheinen sie in Hufeisenform angeordnet, wie oben bereits für *Molgula Bleizi* angedeutet wurde. Dicht aneinander gepresst und kurz gestielt liegen alle Follikel nur am hintersten verzweigten

Ende des Vas deferens bei *Ctenicella Lanceplaini*, während sie bei *Eugyra arenosa* sich allseitig um den Ausführungsgang anordnen. Auch bei den Cynthien (*Cynthia*, *Microcosmus*) findet man häufig traubenförmige Hoden; im Gegensatz zu den Molguliden aber folgt hier zumeist die Anordnung der einzelnen Follikelgruppen mehr oder minder genau der Traubenform des Ovariums (vgl. Textfig. 138*A* u. *B*).

In sehr vielen grösseren Hoden der Monascidien treten aber derartige besondere Follikelgruppen und Hodenabschnitte gar nicht hervor, sondern das ganze Organ erscheint einheitlich, aber bei den verschiedenen Arten in sehr verschiedenen Formen. Oft bildet der Hoden eine rundliche, kugelähnliche oder eiförmige, oder in einer Richtung stärker abgeflachte, fast scheibenartige Masse, die in wechselnder Weise sich an das Ovarium anlegt (vgl. Fig. 16, 17, 19, Taf. XXVI). Oft streckt er sich in einer Richtung besonders lang und wird schlauch- oder bandförmig, wie wir es als weit verbreitet bei den aus verhältnissmässig wenig zahlreichen Follikeln bestehenden Hoden der Polycliniden bereits oben beschrieben haben. Diese bandförmigen Testes sind wohl kaum jemals ganz eben ausgebreitet, sondern mehr oder minder stark gebogen, so dass sie oft die Ovarien zu umhüllen beginnen. Das Gleiche gilt von den etwas breiteren, blattförmigen Hoden, denen man zuweilen bei den Molguliden begegnet. Uebrigens variirt auch die Gestalt des Hodens bei den verschiedenen Individuen einer Species nicht unbeträchtlich, zuweilen so bedeutend, dass bei den einen und anderen ganz verschiedene Formtypen zur Ausbildung gelangen können. So fand Lacaze-Duthiers (1877) den Hoden der *Molgula socialis* zumeist etwa einem gefiederten Blatt ähnlich, das dem Ovarium dicht auflag, indem von einem langen Vas deferens in biserialer Anordnung zahlreiche Nebencanälchen ausgingen, die dicht mit aneinander gepressten Follikeln besetzt waren. Manchmal aber war der Samenleiter nur kurz und allseitig von gelappten Follikeln und Follikelgruppen ganz dicht umschlossen, so dass der Hoden etwa einer beerenreichen Traube glich. Dass jeder Hoden im Laufe seiner Entwickelung seine Gestalt recht beträchtlich verändert und namentlich zur Zeit der vollsten Geschlechtsreife anders aussieht als vorher und nachher, bedarf keiner weiteren Erörterung.

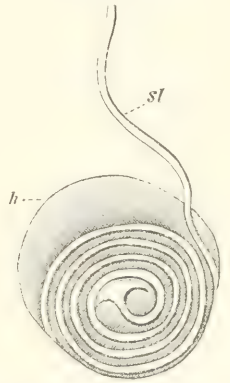
b. Im engsten Zusammenhang mit der eben beschriebenen Form des die Spermatozoen producirenden Hodenabschnitts steht *die Gestalt des ausleitenden Canalsystems*, an dem wir bereits oben (p. 663) ausser einem Vas deferens zahlreiche Vasa efferentia unterschieden haben. Diese letzteren bieten, ein jedes einzeln betrachtet, in ihrer Gestalt kaum bemerkenswerthere Besonderheiten: sie sind meist kurze, cylindrische Schläuche, die nach dem Follikel zu gewöhnlich sich ein wenig trichterförmig erweitern. Von Wichtigkeit aber und recht verschieden ist die Art und Weise, in der diese Canälchen zu grösseren Sammelcanälen zusammentreten, die füglich alle in das Vas deferens einmünden.

Das Vas deferens, das im einfachsten Fall das gesammte Canal-

system des Hodens bildet, zeigt bei den verschiedenen Ascidien ein recht wechselndes Aussehen. Als die ursprünglichste Form wird man wohl die einfache, gerad gestreckte Schlauchform auffassen dürfen, deren Querschnitt annähernd kreisähnlich oder längselliptisch erscheint und an allen Stellen des Canals ziemlich den gleichen Umfang besitzt. Ebensowenig wie die Wanddicke variirt in der Regel die Weite des Lumens im Verlaufe des Samenleiters in einer erheblicheren Weise. Weit verbreitet finden sich diese einfachen Samenleiter unter den Synascidien bei Distomiden, Polycliniden, Diplosomiden; auch grössere Sociale und Monascidien, wie z. B. *Ciona*, *Clavelina*, viele *Molgula*, *Ctenicella*, *Styela*, *Polycarpa* u. s. w., besitzen ein schlauchförmiges gestrecktes Vas deferens, das allerdings zuweilen eine bedeutende Länge erreichen kann und dann natürlich nicht schnurgerade verläuft, wenngleich es nicht erheblich von der Normalen abzuweichen braucht.

Mehr oder minder stark gekrümmt oder geschlängelt verlaufen aber auch oft solche Samenleiter, die im Vergleich zur Gesammtlänge des Körpers nur kurz zu nennen sind, und es lassen sich selbst innerhalb einzelner Familien beliebige Reihen zusammenstellen, die continuirliche Uebergangsformen von einem geradgestreckten zu einem complicirter gewundenen Samenleiter darstellen. Auf Taf. XXVI sind einige stärker oder schwächer gekrümmte Vasa deferentia aus verschiedenen Ascidienfamilien abgebildet worden. Erlangt der Samenleiter eine verhältnissmässig bedeutende Länge, so ist er meistens, auch wenn seine Lumenweite an allen Stellen fast die gleiche bleibt, S-förmig gestaltet oder noch mehr geschlängelt, indem er in seinem Verlauf dem Oviduct und häufig auch dem Intestinum folgt (*Perophora* in Textfig. 110 *C*, p. 448; zahlreiche Distomiden und Polycliniden und unter den Monascidien besonders die Gattung *Ascidia* und deren Nächstverwandte).

Fig. 144.



Schematische Darstellung eines spiralig gewundenen Vas deferens einer Didemnide.
h = Hodenfollikel; *sl* = Samenleiter.

Besonderes Interesse beanspruchen die Samenleiter, deren aus den Follikeln entspringende Anfangstheile spiralig aufgerollt sind, während der in die Cloake mündende Endabschnitt sowie das Mittelstück ziemlich geradgestreckt oder nur wenig geschlängelt verlaufen (Textfig. 144). Charakteristisch ist diese Samenleiterform für die Didemniden, doch findet sie sich auch bei *Coelocormus*, bei Lahille's *Diplosomoides Lacazei* (= *Leptoclinum?*). Die Zahl der Spiralwindungen zeigt, wenn sie grösser ist, wohl meistens auch innerhalb einer Species geringe individuelle Verschiedenheiten, und das Gleiche tritt zuweilen auch ein, wenn nur sehr wenige Windungen vorhanden sind. Die wenigen gesonderten

Hodenfollikel von *Diplosomoides Lacazei* werden höchstens von zwei bis drei Spiraltouren umschlungen. Wieviel Touren das Samenleiterende um die wenig zahlreichen Hodenfollikel des *Coelocormus* beschreibt, hat Herdman nicht besonders erwähnt, doch scheinen es nicht gerade viele zu sein. Bei *Didemnum* und *Leptoclinum* scheint das Vas deferens zumeist etwa ein Dutzend Umdrehungen zu bilden (*D. cereum*, *D. fallax*; *L. maculatum*). Doch ist auch häufig der Verlauf ein weniger complicirter, und man zählt dann nur eine geringere Zahl Spiraldrehungen: nur drei bei einem von Della Valle (1882) abgebildeten, aber nicht näher bestimmten *Distoma*, vier bis fünf bei *D. Savignyi*, sechs bis sieben oder sechs bis acht bei *Lept. speciosum*, *L. japonicum*, acht bis zehn bei *L. speciosum* var. *asperum* (Herdman).

Zuweilen verändert sich die Weite des Lumens im Verlauf des Samenleiters ganz erheblich. Recht auffallend ist das bei *Molgula pyriformis* (Fig. 16, Taf. XXVI), bei der das knäuelförmig aufgewundene Vas deferens nahe seiner Ursprungsstelle aus dem Hoden und auch in der Mitte besonders umfangreich erscheint, während das Endstück stark verjüngt ist. Nach Michaelsen ist dieser Samenleiter durchschnittlich 0,4 mm dick und verengt sich bis auf 0,15 mm: in der Zeichnung treten noch schärfere Gegensätze hervor.

Auch da, wo der Samenleiter ziemlich geradgestreckt verläuft, können blasenförmige Erweiterungen auftreten, die als Samenblasen zu bezeichnen sind und zur Zeit der männlichen Geschlechtsreife mit Spermatozoen prall angefüllt erscheinen. Bei *Diplosoma Listeri* kommen nach den Beobachtungen Lahille's (1890) zwei solcher Blasen vor. Die eine liegt am Hinterende des Vas deferens, dort, wo die beiden aus den zwei Hodenfollikeln kommenden Vasa efferentia in dieses einmünden; sie wurde von ihrem Entdecker als „réservoir séminal" bezeichnet. Die andere Blase, „ampoule séminale" findet sich unmittelbar an der Einmündungsstelle des Canals in die Cloake.

Das Endstück des Samenleiters ragt sehr häufig schornsteinartig in die Cloakenhöhle hinein, indem es dabei das dünne Cloakenepithel vor sich her treibt und sich mit ihm umhüllt (vgl. Textfig. 138). Bei *Molgula pyriformis* (Fig. 16, Taf. XXVI) erreicht dieses freie Endstück eine Länge von ca. 2 mm (Michaelsen), und bei manchen *Ascidia* und nächstverwandten Gattungen, besonders aber bei *Ciona* (Fig. 8, Taf. XXII), verläuft das Vas deferens dem Oviduct und Intestinum dicht angeschmiegt manchmal mehrere Centimeter weit im dorsalen Septum vom Peribranchial- resp. Cloakenepithel umgeben.

Das äusserste Endstück des Samenleiters zeigt häufiger ein von den übrigen Theilen abweichendes Aussehen, auch davon abgesehen, dass es stets eine Oeffnung in die Cloakenhöhle besitzt. Diese Perforation ist fast immer nur sehr fein, in der Regel nur unter dem Mikroskop wahrnehmbar oder mit dem freien Auge als ein winziges Loch eben erkennbar. Gewöhnlich ist die Oeffnung beträchtlich kleiner als die des Ei-

leiters, manchmal neben dieser kaum zu bemerken (*Polycarpa varians*), zuweilen aber allerdings sind beide so vollständig gleich in Form und Grösse, dass sich nur aus dem Verlaufe der Canäle feststellen lässt, welches die männliche und weibliche Geschlechtsöffnung ist (z. B. *Cynthia sigillata*, *Microcosmus spinosus*, *Forbesella*). Zumeist ist der Oeffnungsrand glatt und annähernd kreisförmig, oft von etwas höheren Zellen gebildet, als die benachbarten Theile der Samenleiterwand: manchmal stellt auch die Oeffnung einen ganz feinen Querschlitz dar, der sich nur während der Ejaculation des Spermas etwas erweitert. Eine solche Erweiterung dürfte übrigens häufig auch da eintreten, wo die Perforation kreisähnlich gestaltet und besonders klein und schwer nachweisbar ist. Doch habe ich besondere Muskeln, von der Art, wie sie den Anus umgeben, nicht bemerkt. Ist die Oeffnung schlitzförmig, so erscheinen die Ränder zuweilen lippenförmig verdickt und gewulstet; und die rundlich gestalteten Perforationen sind in manchen Fällen von kleinen zahn- oder lappenförmigen Bildungen umstellt, die sich in die Cloakenhöhle hinein erheben (z. B. *Cynthia Roretzii*, Textfig. 138*C*, p. 641). In seltenen Fällen sind die Lappen zahlreich und von etwas ansehnlicherer Grösse, so dass sie wie eine Rosette dem Endstück des Vas deferens aufsitzen. Bei *Cynthia haustor* ist diese Rosette sehr regelmässig gestaltet und besteht aus sechs bis acht zierlichen Lappen (Textfig. 138*B*).

Sehr eigenartig verhält sich das Endstück bei *Ciona*. Heller hat die Mündungsstelle des Eileiters für die des Vas deferens gehalten, beschreibt und zeichnet aber in der Nähe dieser die wahren Endcanälchen des Samenleiters als keine, schlauchförmige Drüsen. Zutreffend erkannt hat den Bau des Endstücks des Samenleiters erst Roule (1884). Wie oben bereits erwähnt wurde, verlaufen Ei- und Samenleiter der *Ciona* dicht nebeneinander. In der Höhe, in der der Oviduct sich in die Cloake öffnet, erweitert sich das Vas deferens zu einer recht ansehnlichen Blase. Besonders bei der Betrachtung eines medianen Längsschnittes durch diese Region wird diese Erweiterung auffallend, während sie bei der Rückenansicht (Textfig. 142, p. 660) weniger hervortritt. In geschlechtsreifen Thieren findet man diese Blase mit Spermatozoen prall erfüllt, und es ist vielleicht auch nicht unwahrscheinlich, dass sie lediglich eine vorübergehende Erweiterung des Canallumens darstellt, die durch die Masse des Zeugungsmaterials hervorgerufen wurde, und nicht ein beständiges Organ. Nach vorn zu öffnet sich der Samenleiter nicht durch eine einzige Oeffnung, sondern durch zahlreichere Poren in die Cloakenhöhle, denn es erhebt sich hier seine Wand in etwa acht bis zwölf kurzen, cylindrischen Schläuchen, die alle an ihrer Spitze durchbohrt sind. Diese von Heller als Drüsen gedeuteten Gebilde erscheinen im Leben roth gefärbt, weil sich zahlreiche pigmentirte Mesenchymzellen in ihrer Umgebung ablagern, während die etwas verdickten Epithelwandungen selbst keine Pigmente zu führen scheinen (Roule).

Ueberall, wo zahlreichere Hodenfollikel vorhanden sind, setzen sich

an den Samenleiter mehr oder minder deutlich gesonderte Vasa efferentia an. Bei reicherer Lappung und bedeutenderer Grösse des Hodens trägt der ausführende Hauptcanal nicht direct alle einzelnen Follikel, sondern es schiebt sich ein mehr oder minder reich verzweigtes Canalsystem dazwischen ein, an dem man Nebencanäle erster, zweiter und dritter Ordnung unterscheiden kann. Es ist vielleicht nicht immer ganz leicht, das Vas deferens von den Nebencanälen erster Ordnung scharf abzugrenzen. So findet man z. B. in manchen Polycarpen der Gattung *Polycarpa* (*P. viridis*) die Hoden nach dem in Fig. 9, Taf. XXVI abgebildeten Typus gebaut. Der Samenleiter spaltet sich in kurzer Entfernung von seiner Mündung in zwei Aeste, die divergirend bis an das Hinterende der Zwitterdrüse verlaufen und die Vasa efferentia der Hodenfollikel aufnehmen. Es lässt sich sowohl die Auffassung vertheidigen, dass nur das einheitliche Endstück als Vas deferens, die beiden Hauptstämme aber als Nebencanäle erster Ordnung zu bezeichnen seien, als auch die Ansicht, dass diese letzteren dem Vas deferens zugezählt werden müssten. Diese Meinung würde besonders der Vergleich mit anderen Polycarps nahe legen, deren Hoden, wie es Textfig. 143, p. 662, zeigt, nur einen langen mittleren Canal besitzt, der — ähnlich wie eine Blattrippe — durch die ganze Drüse reicht, biserial die Vasa efferentia trägt und zweifellos in seiner ganzen Ausdehnung als Vas deferens zu bezeichnen ist. Der hintere Abschnitt dieses Samenleiters entspricht aber einem der beiden Nebencanäle erster Ordnung der vorher beschriebenen Drüsenform.

Deutlicher vom Vas deferens gesondert treten zwei Nebencanäle erster Ordnung bei *Ciona intestinalis* auf. Aus den gelappten Hodenmassen sieht man zwei Ausführungsgänge entspringen, den einen vom Magen-, den anderen vom Darmtheil der Zeugungsdrüse; sie treten in gerade entgegengesetzter Richtung aneinander und vereinigen sich zu einem unpaaren, viel umfangreicheren Samenleiter, der geradeaus nach vorn verläuft (Heller). Bei *Molgula solenota* entsteht das Vas deferens durch Vereinigung von drei Nebencanälen; aber auch hier ist die Auffassung nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisen, dass der eine von diesen, der ungefähr in der Richtung des Samenleiters verläuft und vielleicht auch ein wenig länger und stärker ist als die beiden anderen, nur als der Hinterabschnitt des Vas deferens selbst zu betrachten sei (Fig. 15, Taf. XXVI).

Die durch weitere Gabelung entstandenen Nebencanälchen zweiter und dritter Ordnung verhalten sich bei verschiedenen Individuen und selbst an verschiedenen Stellen in ein und demselben Hoden verschieden. Die Verzweigungen sind im Einzelnen so mannigfaltig und wechselnd, dass eine eingehendere Beschreibung, die mit wenigen Worten kaum zu geben ist, nicht der Mühe lohnt, zumal bislang typische Verschiedenheiten, denen eine grössere Bedeutung zukäme, nicht bekannt geworden sind und sich wahrscheinlich auch nicht vorfinden. Nur darauf möchte ich hier besonders hinweisen, dass zuweilen an den Verzweigungs-

stellen zumeist nur kleinere blasenförmige Erweiterungen auftreten können. Gelegentlich können auch die Nebencanäle mitten in ihrem Verlauf in ähnlicher Weise sich erweitern, wie das Vas deferens zu den Samenblasen anschwillt. Nach Heller (1874) finden sich solche ampullenförmige Erweiterungen der Vasa efferentia bei *Ascidia mentula*.

c. Die Grösse.

Ueber die Grösse der Hoden werden an dieser Stelle nur wenige Angaben genügen. In allen den Fällen, in welchen beiderlei Geschlechtsproducte zu Zwitterdrüsen eng verbunden sind, gelten im Grossen und Ganzen die Masse, die oben (p. 643) für die Ovarien angeführt wurden, auch für die Hoden. Freilich weichen beide Drüsen zumeist in ihrer Form so sehr voneinander ab, dass die Volumina sehr verschieden sein können, auch wenn die Längsausdehnungen die gleichen sind. Doch wird man immerhin auch über die Massen, wenigstens in manchen Fällen, bestimmtere Vorstellungen erlangen, wenn man die Mittheilungen zu Rathe zieht, die oben (p. 615 u. fg.) über die gegenseitigen Lagebeziehungen und Gruppirungen der männlichen und weiblichen Theile in den Zwittergonaden niedergelegt sind. Uebersehen darf freilich nicht werden, dass bestimmte Angaben über die Grösse der Hoden von früheren Autoren fast gar nicht gemacht worden sind, und dass sich oft nur aus den Abbildungen einiges erschliessen lässt.

Am kleinsten sind die Hoden, die nur aus sehr wenigen oder aus einem einzigen primären Follikel bestehen; sie messen stets nur geringe Bruchtheile eines Millimeters in ihrer längsten Axe. Immerhin aber kann die relative Grösse gegenüber dem Volumen des ganzen Thieres hier eine sehr bedeutende sein. Zahlreiche Textfiguren, die dem die Ascidiensystematik behandelnden Kapitel eingefügt sind, geben über diese Grössenverhältnisse deutlichen Aufschluss. Es dürfte hier genügen, nur einige Zahlen besonders hervorzuheben. Bei manchen Didemniden (*Didemnoides macroophorum* Drasche) beträgt der Durchmesser des einzigen kugeligen Hodenfollikels $^1/_6$ bis $^1/_5$ der gesammten Körperlänge und mehr als $^1/_3$ der Breite, bleibt aber freilich noch beträchtlich hinter der Grösse eines reifen Eies zurück. Die beiden Hodenfollikel von *Diplosoma carnosum* erstrecken sich durch die ganze Breite der Ascidie und erreichen in ihrer grössten Ausdehnung eine Länge, die nur wenig hinter der halben Körperlänge des Thieres zurücksteht. Bei den Distomiden tritt in der Regel, obwohl die Zahl der Hodenfollikel eine grössere ist, doch die Masse der männlichen Zeugungsstoffe ein wenig zurück. Bei *Distoma crystallinum* beträgt die Hodenlänge etwa $^1/_6$, bei *Distaplia lubrica* $^1/_5$ der Körperlänge, sehr bedeutend wird sie bei manchen Polycliniden, bei denen der Hoden zumeist sehr stark in die Länge gezogen erscheint. Bei *Polyclinoides diaphanum* z. B. ist der Hoden etwa nur $^1/_5$, bei *Psammaplidium obesum* $^1/_4$, bei *Amaroucium proliferum* $^1/_3$, bei *Circi-*

nalium concrescens, *Aplidium asperum* nahezu $^1/_2$, bei *Amaroucium simplex* etwas mehr als $^1/_2$, bei *Amaroucium flavo-lineatum* Sluiter fast $^2/_3$ so lang als die Hauptaxe des Körpers.

Da die Grösse der einzelnen Hodenfollikel bei den verschiedenen Species beträchtlich schwanken kann und selbst individuelle Unterschiede zeigt, so ergiebt sich, dass die Gesammtgrösse der Hoden nicht immer proportional der Follikelzahl zunimmt. Es ist selbstverständlich, dass die Hodengrösse zu verschiedenen Lebenszeiten des Thieres variirt und zur Zeit der männlichen Geschlechtsreife am grössten ist. Alle hier angeführten und noch anzuführenden Zahlen beziehen sich auf diesen letzten Zeitpunct.

Sind in einem Thiere zahlreiche Hoden vorhanden, so sind diese natürlich immer nur klein. Ist jeder dieser Hoden mit einem Eierstock zu einer Zwittergonade verbunden, so sind beide Drüsen von annähernd gleicher Grösse, wenigstens scheinen mir die Unterschiede nicht wichtig genug zu sein, um hier die Angaben, die ich oben (p. 643 u. fg.) für gewisse Polycarps resp. Ovarien gemacht habe, noch zu ergänzen, und das Gleiche gilt, freilich nur ganz im Allgemeinen, wenn neben den zahlreichen Hoden auch viele gesonderte weibliche Polycarps bestehen. Das ist z. B. unter den Cynthideen (Styelinen) in der Gattung *Heterocarpa* der Fall, bei der rechts acht bis zehn isolirte Ovarien, links circa zehn Hoden liegen, die alle von eiförmiger oder kugelähnlicher Gestalt sind und ungefähr 0,6 bis 0,8 mm im Durchmesser erreichen. Ebenso kommen zahlreiche getrenntgeschlechtliche Polycarps in der Familie der Polystyeliden vor; die meisten dieser Arten hat neuerdings Michaelsen (1900) unter dem Gattungsnamen *Allocarpa* zusammengefasst, und überdies finden sich derartige Geschlechtsorgane bei *Chorizocormus* und *Synstyela*. Bei *A. Zschaui* sind die grössten Hodenbläschen 1,2 mm lang, 0,5 mm dick, die Eierstöcke etwa 0,9 mm lang, 0,4 mm dick; bei *A. Bridgesi* schwankt die Grösse der Gonaden sehr bedeutend, die grössten männlichen sind 1,5 mm, die weiblichen nur 0,7 mm lang, und auch bei *A. intermedia* und *A. Emilionis* bestehen ähnliche Grössenunterschiede, während bei *Synstyela incrustans* Herd. die Ovarien etwas grösser zu sein scheinen.

Bemerkenswerther sind aber die Grössenunterschiede bei den Arten, die zahlreiche Hoden aber nur wenige Ovarien besitzen, wie es bei manchen *Styela*, bei *Styelopsis* und verbreiteter unter den Molguliden vorkommt (zahlreiche *Molgula*, *Gamaster*, *Euggriopsis*, *Ctenicella rugosa*), bei denen aber allerdings zuweilen die ursprünglich getrennten und mit je einem selbstständigen Vas deferens ausgestatteten Hoden mehr oder minder innig verwachsen und ineinander fliessen können. Während in diesen Fällen die Ovarien viele Millimeter und selbst mehrere Centimeter lange Körper darstellen, sind die Hoden viel kleiner, und zwar im Allgemeinen umso weniger umfangreich, in je bedeutenderer Zahl sie vorkommen. Bei *Styela armata*, bei der freilich die Zahl und Grösse der einzelnen Hoden recht erhebliche Verschiedenheiten darbieten können, beträgt das

Volumen mancher männlichen Drüsen fast den vierten Theil des Ovariums, während andere wieder viel weniger als $^1/_{10}$ messen: die Hodenlängen schwanken etwa zwischen 1 und 4 mm (vgl. Textfig. 121, p. 500). Bei *Styela variabilis* sind die Hodenschläuche sehr zahlreich und sehr klein im Vergleich zu den langen, geschlängelten Ovarien: sie erreichen eine Länge, die 1 mm niemals viel übertrifft (Fig. 1 u. 20, Taf. XXVI). Bei den Molguliden liegen beiderlei Geschlechtsdrüsen entweder unmittelbar aneinander gepresst oder doch wenigstens in naher Nachbarschaft, und die zahlreicheren Hoden finden sich stets an einer bestimmten Körperstelle sämmtlich nahe bei einander. Dadurch lassen sich die Massen der männlichen und weiblichen Zeugungsstoffe leichter miteinander vergleichen, und man kann sich in den meisten Fällen unschwer davon überzeugen, dass beide annähernd gleich oder doch wenigstens nicht allzusehr verschieden sind. Die Grösse des Einzelhodens bestimmt sich also ungefähr nach der Anzahl der Drüsen. Bei *Gamaster dakarensis* erreicht jeder der zehn zu einer Rosettenfigur angeordneten verzweigten Hodenschläuche eine Länge von etwa 2 bis höchstens 3 mm, oder circa $^1/_6$ bis $^1/_5$ der Ovariallänge; bei *Molgula roscovita*, *M. ampulloides*, *M. simplex*, *M. oculata* (Fig. 14, Taf. XXVI) u. s. w. verändert sich mit der wechselnden Zahl der Hoden bei verschiedenen Individuen und selbst rechts und links in ein und demselben Thier die relative Grösse gegenüber dem benachbarten Ovarium, und überdies treten bedeutende Verschiedenheiten in der Grösse selbst der nebeneinander liegenden Hoden auf. Um nur ein Beispiel besonders zu nennen, so schwankt die Grösse der einzelnen Hoden bei *M. oculata* zwischen 5 und 10 mm, während das Ovarium, dem sie quer aufgelagert sind, über 4 cm misst.

Die Grösse des Samenleiters zeigt ähnliche Verschiedenheiten wie die des Eileiters. Da das Vas deferens fast immer nur einen dünnen Canal darstellt, kommt hier nur seine Länge in Betracht, die sich freilich sehr variabel erweist. Nicht nur bei den verschiedenen Arten, sondern auch bei verschiedenen Individuen einer Species und selbst an den verschiedenen Hoden ein und desselben Thieres beobachtet man erhebliche Längenunterschiede. So schwankt z. B. die Länge der schlauchförmigen, am Ende roth gefärbten Vasa deferentia bei *Stolonica aggregata* zwischen 0,5 mm und 2 mm; freilich variirt hier auch die Grösse der rosettenförmigen Drüsentheile von 0,5 bis 1 mm Durchmesser.

Bei Synascidien lässt sich sehr häufig leicht feststellen, dass die Länge des Samenleiters in vollster Abhängigkeit von der Lage der Hodenfollikel steht. Wo diese weit hinten im Abdomen oder Postabdomen ruhen, muss nothwendiger Weise der ausführende Canal eine sehr ansehnliche Länge besitzen, um die Spermatozoen bis zur Cloake zu leiten (vgl. die Textfiguren im systematischen Theil). Wo aber, wie fast überall bei den Monascidien, die männlichen Drüsen den Peribranchialräumen und der Cloakenhöhle ganz nahe liegen, würde sehr häufig ein viel kürzerer Canal, als er in Wirklichkeit vorhanden ist, aus-

reichend sein. Freilich ist das Vas deferens oft auch nur gerade so lang, dass der Anschluss an die Peribranchialwand erreicht wird, andererseits aber ist bei manchen Arten derselben Gattung eine Streckung des Samenleiters eingetreten, so dass dessen Mündung von den Hodenfollikeln weiter entfernt und in die Nähe der Oviductöffnung verschoben wird. Eine Vergleichung der Abbildungen auf Taf. XXVI erweist das für die Gattungen *Molgula*, *Ctenicella* und *Eugyriopsis*. Die bedeutendste Verlängerung erfährt das Vas deferens bei *Ciona*, *Ascidia* und den verwandten Formen, und es erreicht hier die Länge des Eileiters, dem es auch in seinem Verlaufe folgt. Die oben (p. 644) für den Oviduct angeführten Zahlen gelten daher auch für das Vas deferens. Die Mündungen der Geschlechtsdrüsen rücken auf diese Weise in den vordersten Theil der Cloakenhöhle, in die nächste Nähe der Egestionsöffnung, so dass die Zeugungsstoffe sofort das Thier verlassen können, ohne im Cloakenraum länger verweilen oder diesen ganz durchwandern zu müssen. Wo bei einfachen Ascidien die Entwickelung der befruchteten Eier innerhalb des Mutterthieres im Peribranchialraum erfolgt, wird man in der Regel voraussetzen dürfen, dass die Geschlechtsorgane in beträchtlicherer Entfernung von der Egestionsöffnung weiter hinten im Cloaken- oder Peribranchialraum ausmünden.

d. Die Farbe.

Die Färbung der Hoden bietet nur wenig Bemerkenswerthes. Wenn zur Zeit der männlichen Geschlechtsreife die Drüse mit Spermatozoen erfüllt ist, erscheint sie häufig in etwas anderem Farbenton als vorher; sie hebt sich dann gewöhnlich durch ihr milchweisses Aussehen von den Nachbargeweben ab und tritt besonders bei vielen Cynthideen scharf hervor, deren andere Organe, wie selbst auch die Eierstöcke, mehr oder minder intensiv roth gefärbt sind (*Styelopsis*, *Polycarpa tuberosa*). Bei *Cynthia morus* erscheinen die Hodenläppchen schmutzig weiss oder hellgrau und setzen sich deutlich von den ziegelrothen Ovarialtrauben ab. Oefters nehmen sie einen gelblichen Ton an, während die Ovarien roth oder violett sind (*Cynthia sigillata*, *Stolonica aggregata*). Mehr oder minder ausgesprochen roth ist übrigens bei *Stolonica* auch das etwas erweiterte Ende des Samenleiters. Etwas lebhafter orangegelb sind die Hoden des *Microcosmus spinosus* gezeichnet, während die Ovarien noch dunkler rosafarben mit einem Stich ins Violette erscheinen. Dunkler orangeroth gefärbt sind die Hodenbläschen der *Heterocarpa glomerata*, deren reife Ovarien bis auf die ungefärbten kurzen Eileiter mit fast blutrothen Pigmenten durchsetzt sind. In allen Fällen scheinen die verschiedenen Färbungen auf Pigmenten zu beruhen, die in den Wandungen des Hodens abgelagert sind, während die Spermatozoen selbst ganz farblos erscheinen.

c. Die Zahl.

Die Angaben, die oben (p. 649 u. fg.) über die Anzahl der Ovarien gemacht worden sind, gelten zum grossen Theil auch für die Hoden, da die meisten Zwitterdrüsen sich immer nur aus einem männlichen und weiblichen Theil zusammensetzen. Eine Besprechung erfordern daher nur die Fälle, in denen entweder Hoden und Ovarien vollkommen voneinander getrennt sind, oder die Zwittergonaden aus einer verschiedenen Zahl männlicher und weiblicher Drüsen sich aufbauen. Das findet sich bei vielen Molguliden und Cynthideen (besonders bei Styelinen) und unter den Synascidien bei Botrylliden und Polystyeliden verwirklicht.

Bei den Botrylliden scheint jederseits stets nur ein Hoden vorhanden zu sein, auch wenn die Zahl der nur ein Ei führenden Ovarien beträchtlicher ist. In alten Thieren sind zuweilen nur diese paarigen Hoden vorhanden, weil die Eierstöcke bereits eine frühe Rückbildung erfahren haben (*Botrylloides fulgurale*, *Polycyclus Jeffreysi*, *Sarcobotrylloides purpureum*); manchmal konnten allerdings wieder keine Hoden nachgewiesen werden (*Sarcobotrylloides pannosum*). Die Gattung *Symplegma* hat nur einen Hoden, der mit dem Ovarium zu einer unpaaren, in der Darmschleife liegenden Zwittergonade verbunden ist.

Besondere, von den weiblichen Geschlechtsorganen getrennte Hoden finden sich unter den Polystyeliden bei *Allocarpa*, *Chorizocormus*, einigen *Synstyela*. *A. Zschaui* besitzt links ca. 20 Hoden (rechts ca. 20 ♀ Polycarps), *A. Emilionis* ca. 12 männliche (ca. 18 weibliche), *A. intermedia* ca. 9 (ca. 12 weibliche), *A. Bridgesi* nur eine bis fünf männliche Gonaden (rechts zahlreiche Ovarien).

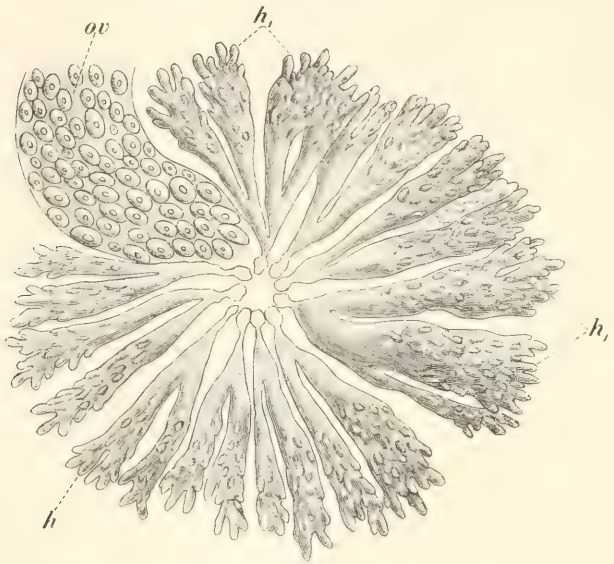
Unter den Monascidien zeigt *Heterocarpa glomerata* eine ähnliche Vertheilung der Geschlechtsdrüsen: nur links liegen die kugeligen Hoden, circa zehn an der Zahl, rechts finden sich acht bis zehn Ovarien. Bei *Stolonica aggregata* zählt man links etwa $1^1/_2$ Dutzend, rechts vorn etwa $^1/_2$ Dutzend als Hoden functionirende Gonaden, während nur etwa sechs bis neun in weiblicher Thätigkeit begriffen sind, gleichwohl aber neben dem Oviduct einen langen Samenleiter tragen.

Sehr verschieden ist die Zahl der Ovarien und Hoden bei manchen von den *Styela*, denen eigentliche Zwitterdrüsen fehlen, weil männliche und weibliche Drüsen ganz selbstständig und unabhängig bleiben. Bei *Styela armata* (Textfig. 121, p. 500) beobachteten Lacaze-Duthiers und Delage jederseits etwa $^1/_2$ Dutzend sehr verschieden grosser Hoden (jederseits nur ein Ovarium); bei *Styela variabilis* (Fig. 1, Taf. XXVI) steigt die Hodenzahl auf jeder Seite bis über 50 und 100, während sich nur zwei Eierstöcke finden.

Auch unter den Molguliden sind nicht immer Hoden und Ovarien zu Zwitterdrüsen eng verbunden, sondern zuweilen liegen beide zwar ziemlich nahe aneinander gerückt, behalten aber ihre volle Selbstständigkeit, so dass sie sich bei aufmerksamer Präparation voneinander trennen lassen.

In diesem Falle ist mitunter die Zahl der Hoden ganz erheblich viel grösser als die der Ovarien. Bei *Gamaster dakarensis* liegt rechts ein umfangreicher schlauchförmiger Eierstock, und vor ihm finden sich zehn verzweigte, um einen Mittelpunct radiär gestellte Hodenschläuche, die alle selbstständig am inneren Ende durch je einen kurzen Samenleiter in den Peribranchialraum münden. Pizon giebt freilich ausdrücklich an, dass bei *Gamaster* stets 12 Hodenschläuche vorhanden seien, von denen allerdings zwei Paare zu je einem gemeinsamen Vas deferens sich vereinigen. Dieser Gegensatz beweist, dass die Bestimmung der Anzahl der Hoden ebenso unsicher sein kann, wie wir es oben (p. 654) für die Ovarien gefunden

Fig. 145.



Geschlechtsapparat von *Gamaster dakarensis*. (Nach Pizon.) $^{14}/_{1}$.
h = Hodenschläuche; h_1 = die beiden Schläuche, die angeblich aus Verschmelzung von je zwei gesonderten entstanden sind; *ov* = Ovarium, nur theilweise gezeichnet.
Die Zeichnung ist so orientirt, dass das Vorderende des Organs nach rechts gekehrt erscheint.

haben, obwohl meines Erachtens die Zahl der selbstständigen Ausführungsgänge von wesentlicher Bedeutung ist, wenigstens insofern, dass man niemals mehr selbstständige Hoden zählen darf, als Vasa deferentia vorhanden sind. Es giebt Hoden, die aus einer grösseren oder geringeren Anzahl ziemlich scharf abgegrenzter Gruppen bestehen, aus Follikelgruppen, die gewiss noch schärfer gesondert erscheinen, als die beiden Theile eines Hodens bei *Gamaster*, die Pizon als zwei selbstständige Drüsen auffasst, und doch werden diese Hoden (vgl. z. B. Fig. 15 u. 18, Taf. XXVI) allgemein nur als ein Zeugungsorgan und nicht als mehrere betrachtet, weil ein einheitliches Canalsystem und ein Samenleiter sie verbindet. Bei *Gamaster* werden die zahlreicheren Hoden und das Ovarium zumeist unter der Bezeichnung einer Zwittergonade zusammen-

gefasst, und da bei fast allen anderen Molguliden die männlichen und weiblichen Drüsen so dicht und eng nebeneinander liegen und überdies durch Bindegewebe miteinander fester verbunden sind, dass sie ein wahres Zwitterorgan bilden, lässt sich aus vergleichend anatomischen Gründen gegen diese Betrachtungsweise kaum ernstlich Widerspruch erheben. Auch bei *Ctenicella tumulus*, bei der die Drüsen auf beiden Seiten des Thieres und nicht nur rechts, wie bei *Gamaster*, auftreten, sind nach Pizon die Lagebeziehungen der Hoden und Ovarien ganz ähnliche, nur scheinen die Organe noch etwas näher aneinander gerückt zu sein, so dass sie, vielleicht mit mehr Recht als bei *Gamaster*, als eine Zwittergonade bezeichnet werden konnten. Bei *Ctenicella* vereinigen sich aber alle radiär gestellten Hodenschläuche zu einem kurzen, gemeinsamen centralen Vas deferens, und man kann daher nur einen Hoden jederseits zählen.

Zumeist aber liegen bei den Molguliden, wie oben erwähnt wurde, Hoden und Ovarien eng verbunden nebeneinander, und während der Eierstock einfach und ungetheilt bleibt, können neben ihm zahlreiche selbstständige Hoden, jeder mit einem eigenen Vas deferens, auftreten. Doch ist es dann nicht immer ohne Weiteres klar, wieviel Hoden eigentlich zu zählen sind, wenn man die Anzahl der Samenleiter nicht als das einzige den Ausschlag gebende Merkmal gelten lassen will. Bei *Ctenicella rugosa* und *Ct. Lebruni* zählt Pizon (1898) jederseits nur einen Hoden, obwohl bei der ersteren Art zwei, bei der letzteren sogar drei gesonderte Samenleiter neben dem Oviduct verlaufen und auf eigenen Papillen in den Peribranchialraum sich öffnen, und ebenso beurtheilt Roule (1885) die Verhältnisse bei *Eugyriopsis Lacazei* (Fig. 17, Taf. XXVI), bei welcher die dem einzigen links gelegenen Ovarium dicht angeschmiegten Hodenmassen durch drei oder vier kurze, voneinander und vom Oviduct verhältnissmässig weit entfernte Samenleiter mit dem Peribranchialraum verbunden werden. Die Annahme, dass in diesen Fällen nur ein Hoden vorhanden sei, der mehrere Vasa deferentia zur Entwickelung gebracht hat, scheint in Rücksicht darauf, dass bestimmte zu den verschiedenen Samenleitern gehörende Regionen im Drüsentheil des Hodens sich nicht nachweisen lassen, sondern dass dieser ganz einheitlich erscheint, gewiss in hohem Masse gerechtfertigt. Ganz ähnlich verhalten sich *Molgula siphonalis* und *M. ampulloides*, deren Hoden den Ovarien dicht aufliegen und jederseits als eine zusammenhängende, ungetheilte Masse mit zwei oder drei, zuweilen mit noch zahlreicheren Samenleitern in die Peribranchialräume münden. Allerdings hat in Bezug auf *M. ampulloides* Heller (1877) dieser übereinstimmenden Darstellung Van Beneden's (1847) und Lacaze-Duthiers' (1877) widersprochen, denn er behauptet, dass jederseits nur ein neben dem Oviduct verlaufendes Vas deferens vorhanden sei, und dass die von den früheren Autoren für mehrere selbstständige Samenleiter angesehenen Gebilde lediglich „einfache Gefässstränge sind, welche von der Geschlechtsdrüse nach innen zur Kieme verlaufen". Es erklärt sich aber dieser Gegensatz daraus, dass Heller's

„*Gymnocystis ampulloides*" mit Van Beneden's Form nicht identisch ist, und es hat daher bereits Drasche (1884) jene in *Molgula Helleri* umgetauft.

Bei mehreren *Molgula*-Formen ist die Auflösung der Hodenmassen auf jeder Seite noch weiter vorgeschritten als bei *Molgula ampulloides*, und es liegen dann zahlreiche gesonderte, mit je einem Samenleiter versehene Hoden am und um den Eierstock. Zur Zeit der Geschlechtsreife wachsen und vermehren sich die Follikel und legen sich dann immer dichter aneinander, so dass die einzelnen Hoden nicht mehr scharf voneinander gesondert sind, und es mag dann auch in der That stellenweise zu einer vollkommenen Verwachsung und zur Vereinigung von zwei oder mehreren Hoden einer Seite kommen. Bei *Molgula roscovita* und *M. oculata* (Fig. 14, Taf. XXVI) beträgt die Zahl der selbstständigen Hoden jederseits oft ein Dutzend und sogar noch etwas mehr, aber sie schwankt rechts und links in ein und demselben Thier und auch bei verschiedenen Individuen einer Art. Bei *M. simplex* scheinen die Hoden viel weniger zahlreich, aber auch nur so wenig scharf voneinander getrennt zu sein, dass die Zeichnungen Lacaze-Duthiers' eine fast einheitliche Hodenmasse erkennen lassen, aus der sich zwei oder drei Samenleiter erheben.

Auch bei *Styelopsis grossularia* unter den Styelinen zeigt die einzige Zwitterdrüse, die auf der rechten Körperseite ventral gelegen ist, einen ähnlichen Bau wie bei diesen Molguliden, d. h. neben dem Ovarium zahlzeiche Hoden. Die Zahl der Hodenbläschen, die vorwiegend an den beiden Seiten des bandförmigen Ovariums gelagert sind, variirt bei den verschiedenen Thieren sehr bedeutend: bei grossen, zu Aggregationen verbundenen Thieren finden sich bis zu 100 und mehr, ungefähr 50 jederseits; bei den kleineren, solitären nur etwa 80, 35—40 auf jeder Seite. An jedes Hodenbläschen schliesst sich ein verhältnissmässig langer Ausführungscanal, und je etwa 6—12 dieser münden durch einen gemeinsamen Porus in den Peribranchialraum. Im Ganzen zählt man bei den verschiedenen Individuen circa 15 oder auch nur 8—12 männliche Geschlechtsöffnungen, die alle in einer über der Mitte des Ovarialschlauchs verlaufenden Linie angeordnet sind (Textfig. 141, p. 658). Da die verschiedenen Hodenbläschengruppen, die an den verschiedenen Poren münden, untereinander keinerlei Verbindungen besitzen, müsste man mindestens soviel gesonderte Hoden zählen, als Geschlechtsöffnungen vorhanden sind, also 8—15. Nur ganz ausnahmsweise beobachtet man, dass zwei Geschlechtsöffnungen durch einen kurzen Längscanal miteinander verbunden sind, dass also dann zwei ursprünglich getrennte Hoden sich zu einem vereinigen. Stellt man sich vor, dass ein vollständiger Längscanal über die Mitte des ganzen Ovarialschlauchs hinwegzöge und alle männlichen Geschlechtsöffnungen in sich aufnähme, so wäre mit einem einheitlichen Vas deferens für alle die zahlreichen Hodenbläschen eine solche Form der Zwitterdrüse gewonnen, wie sie bei *Cynthia* und ver-

wandten Gattungen vorkommt. Es mag aber dahingestellt bleiben, ob der männliche Geschlechtsapparat der *Styelopsis* in der That aus einer derartigen Auflösung einer ursprünglichen cynthienähnlichen Zwitterdrüse entstanden ist, oder nicht.

4. Die Bruträume und der Brutsack.

Bei den Synascidien und einer ganzen Anzahl Monascidien gelangen die Eier unmittelbar nach ihrer Befruchtung nicht nach aussen, sondern bleiben im Mutterthier zurück, um hier die Entwickelung bis zur freischwimmenden Larve zu durchlaufen. Es ist schon oben (p. 629) erwähnt worden, dass bei den Didemniden und Diplosomiden, denen ein Oviduct fehlt, die reifen Eier in die Leibeshöhle fallen und von da nach Durchsetzung der Leibeswand in den gemeinsamen Cellulosemantel gelangen, um in diesem zu Larven sich zu entwickeln. Wahrscheinlich dürften dabei die Eier, wie schon Della Valle (1882) beobachtete, zunächst in eine bruchsackartige Ausstülpung des Ektodermepithels hineingelangen, die später zu einer gestielten Blase wird und sich entweder abschnürt, oder einreisst. Besondere Vorrichtungen und neue Gebilde, die etwa dem Embryo den Aufenthalt im Mutterthier oder im Stock ermöglichten, treten aber hier nicht auf.

Das Gleiche ist auch bei den meisten anderen Ascidien der Fall, bei denen die Eier durch einen Oviduct in die Cloake oder in die Peribranchialräume gleiten, um, geschützt in diesen, zu Larven sich auszubilden. Der Raum, in welchem die Entwickelung vor sich geht, wird als Brutraum bezeichnet, doch ist dieser zumeist keine Neubildung, die nur deshalb auftritt, um die Embryonen in der Ascidie festzuhalten, sondern er stellt lediglich einen durchaus unverändert gebliebenen Abschnitt des Peribranchial- oder Cloakenraums dar.*) Bei besonders reicher Eiproduction und Fertilität können diese Höhlungen zum grossen Theil von Embryonen und Larven erfüllt sein. Meist aber trifft man diese vorherrschend entweder in der Cloake (*Distoma crystallinum*, vgl. Textfig. im XVI. Kapitel), oder in einer oder in beiden Peribranchialhöhlen an (*Clavelina* Fig. 1, Taf. VIII). Es erscheint selbstverständlich, dass diese Räume sich dann, wenn die Embryonenzahl besonders gross ist, mehr oder minder weit ausdehnen und erweitern müssen. Ist der Kiemendarm weit und gross, so wird seine Wand durch die heranwachsenden Embryonen sehr häufig ganz beträchtlich tief eingefaltet, weil sie nur einen erheblich geringeren Widerstand darbietet, als die Leibeswand. Es kann aber auch diese an den Stellen, wo die Embryonen liegen, mehr oder

*) Es ist wohl ein Irrthum, wenn Gottschaldt (1894) angiebt, dass bei *Polyclinopsis Haeckeli* die reifen Eier, die am oberen Ende des Postabdomens sich angesammelt haben, in den Kiemendarm eindringen und diesen als Brutraum benutzen, wenngleich die Möglichkeit vorhanden ist, dass bei Erweiterung der Kiemenspalten ein Durchtritt durch die Kiemenwand erfolgen könnte.

minder weit nach aussen vorgebuchtet werden, und dann entwickeln sich oft besondere Brutsäcke.

Peribranchialräume und Cloakenhöhle sind, wie oben (p. 495) ausgeführt wurde, von Trabekeln durchsetzt, und zuweilen sind diese gerade in den Abschnitten, in denen die Embryonen sich finden, besonders zahlreich und kräftig (*Styelopsis*); das sind aber dann auch die einzigen Eigenthümlichkeiten, die den sogenannten Brutraum auszeichnen. Durch die Trabekel werden die an und zwischen ihnen liegenden Embryonen gegen den Druck geschützt, der von der Leibeswand und der Kiemenwand auf sie ausgeübt werden müsste, wenn bei starken Contractionen des Thieres das Volumen der Peribranchialräume sich verringert. In diesem Brutraum schlüpfen die freischwimmenden Larven aus, und gelegentlich treten sie sogar hier, ohne das Mutterthier zu verlassen, in die Metamorphose ein, indem sie sich an den Trabekeln oder der Kiemenwand festsetzen.

Soweit ich sehe, sind die Bruträume, die bei einer Anzahl Monascidien bekannt geworden sind, durchweg nur solche fast unveränderte oder etwas stärker erweiterte Abschnitte der Atrialräume. Hartmeyer (1899) ist ganz im Recht, wenn er annimmt, dass Bruträume unter den arktischen Monascidien viel verbreiteter vorkommen dürften, als es bis dahin bekannt geworden war. Seither hat Michaelsen (1900) Brutpflege bei einigen antarktischen Formen (*Styela Paessleri*, *Molgula pyriformis*) beschrieben, und auch einige *Molgula nana* von der skandinavischen Küste, die ich der Freundlichkeit Herrn Dr. Appelöf's verdanke, waren mit zahlreichen Embryonen und Larven erfüllt.

Bei diesen Monascidien und bei *Ctenicella* (*Lithonephria*) *cuggranda* (Giard 1881) liegen die Embryonen in den Peribranchialräumen, und ebenso finden sie sich bei *Stolonica aggregata* im hinteren ventralen Theil des rechten Peribranchialraums, wo die Ovarien münden. Ganz ähnlich verhält sich *Styelopsis grossularia*, deren Eileiter hinter dem Bereich des Kiemendarms in den rechten Peribranchialraum sich öffnet (vgl. Textfigur 119, p. 491). Da hier das Hinterwandseptum beide Peribranchialhöhlungen noch trennt, erscheint also die rechte zum Brutraum, „cavité incubatrice" der französischen Autoren, erweitert. Nicht anders kann es meines Erachtens bei *Heterocarpa* (*Polycarpa*) *glomerata* sein, bei der allerdings die letzten Autoren Lacaze-Duthiers und Delage keine Brutpflege beobachtet zu haben scheinen, während Heller „am hinteren Ende des Peribranchialraumes einen erweiterten Brutbehälter, in welchem sich Eier in verschiedenen Stadien der Entwickelung, sowie auch bereits ausgeschlüpfte, geschwänzte Larven vorfinden", beschreibt.

Bei den drei Arten der Gattung *Dendrodoa* fand Hartmeyer (1899) sehr verschiedene Verhältnisse. *D. Kükenthali* liess weder einen Brutsack, noch Eier und Embryonen im Peribranchialraum erkennen; *D. glandaria* zeigte den ganzen Peribranchialraum mit geschwänzten Larven angefüllt, während *D. lineata* constant mit einem länglichen, nierenförmigen

„Brutsack" versehen war. Ueber den Bau dieses letzteren giebt die Beschreibung Hartmeyer's keinen genügenden Aufschluss; es scheint aber, dass der Autor in ihm nicht nur eine Erweiterung des Peribranchialraums, sondern ein besonderes Organ erkannt zu haben glaubt, das „theils unterhalb der Basis des Kiemensackes, theils der rechten Seite desselben angelagert im Peribranchialraum" liegt und „mit seinem hinteren Ende unmittelbar an die Oeffnung des basalen Gonadenastes" grenzt. Im Brutsack fanden sich nur Eier und Embryonen, aber keine geschwänzten Larven. Hartmeyer ist der Ansicht, dass der Brutsack der *Dendrodoa* nur ein temporäres Gebilde sei, „dessen Entstehung von dem Vorhandensein befruchteter Eier abhängig ist. Die Eier entwickeln sich in demselben bis zur ausgebildeten, geschwänzten Larvenform. Letztere sprengt dann durch active Bewegung die Umhüllung und verbleibt noch geraume Zeit im Peribranchialraum des Mutterthieres, um sich dann unmittelbar nach Verlassen des letzteren festzusetzen. Der Brutsack fällt während dieser Zeit einem Resorptionsprocess anheim". Ueber den Ursprung und die Bedeutung der „Umhüllung", die den Brutsack umgrenzt und gegen den Peribranchialraum zu abgrenzen soll, hat sich unser Autor nicht ausgesprochen, und ich vermag nicht zu erkennen, in welcher Weise sie sich bilden könnte. Dass hier in einer ähnlichen Weise, wie es bei manchen Synascidien der Fall sein soll, der Endabschnitt des Oviducts sich sackartig erweitert und einen Brutsack bildet, scheint mir in allerhöchstem Masse unwahrscheinlich zu sein. Vielmehr möchte ich glauben, dass die Verhältnisse bei *Dendrodoa* so liegen wie bei *Styelopsis*, d. h., dass der sogenannte Brutsack lediglich der hinterste erweiterte Theil des rechten Peribranchialraumes ist, der durch das Hinterwandseptum vom linken geschieden erscheint. Ob er von dem vorderen Abschnitt der Peribranchialhöhle vielleicht durch stärkere Trabekel oder ein Secundärseptum schärfer, als es sonst der Fall ist, abgegrenzt ist, vermag ich nicht zu entscheiden, obwohl ich kaum annehmen möchte, dass nur bei dieser Gattung eine vollständige horizontale Scheidewand im hinteren rechten Peribranchialraum auftritt, die einen allseitig gänzlich abgeschlossenen Brutraum schafft. Wahrscheinlich werden auch hier, wie sonst überall, die Larven dadurch ihren Weg in die Cloake nehmen, dass sie zwischen den vielleicht nur dichter stehenden Trabekeln hindurch nach vorn wandern. Ich glaube also, dass der „Brutsack" allseitig vom Peribranchialepithel selbst direct umgrenzt wird, und es mag vielleicht sein, dass dieses im Bereiche dieser Region etwas anders als an den übrigen Stellen differenzirt sein möchte. Vielleicht erscheint auch dieser hintere Abschnitt des Peribranchialraumes bei einigen Ascidien deshalb verschieden und schärfer abgegrenzt, weil das umgebende Mesenchym und die Muskulatur der Leibeswand hier ihr Aussehen verändern.

Bei den meisten Synascidien erfolgt die Entwickelung der Eier im Peribranchialraum oder in der Cloakenhöhle; entweder functioniren diese, ohne sich wesentlich zu verändern, als Bruträume, oder es

treten besondere Brutsäcke auf. In weitaus den meisten Fällen ist das erstere zu beobachten (die meisten Polycliniden, Claveliniden, Perophoriden, Botrylliden, Polystyeliden), und man bemerkt zunächst die Eier, wenn erst wenige ausgetreten sind, nur in der Nachbarschaft der Eileitermündung, wenn aber sehr zahlreiche Embryonen vorhanden sind, so schieben sie sich immer weiter in die Cloake und Peribranchialräume vor, um diese in seltenen Fällen fast ganz zu erfüllen oder auch stellenweise auszuweiten. Solche Erweiterungen sind im einfachsten Fall nur ganz vorübergehender Natur; sie bilden sich nur dann, wenn hier Embryonen vorhanden sind, und passen sich in der Form diesen ganz an, d. h. sie nehmen mit dem Wachsthum der Embryonen an Umfang zu. Sind nur wenige Embryonen vorhanden, so lässt sich oft deutlich erkennen, wie diese im Cloakenraum in einer ganz bestimmten Weise angeordnet sind, der Art, dass zu unterst die jüngsten, weiter vorn die ältesten Stadien liegen. Bei *Fragaroides aurantiacum* findet man zuweilen nur einen oder zwei, zumeist drei oder auch vier Embryonen gleichzeitig im rechten Cloakentheil. Die Embryonen sind in einer Längsreihe angeordnet, und jeder hat eine besondere Erweiterung des Cloakenraumes hervorgerufen. Diese Anordnung in einer Altersreihe würde nichts Auffallendes bieten, wenn, wie es ja in der That auch bei manchen Ascidien vorkommt, der Oviduct sich am hintersten Cloakenende, da, wo der jüngste Embryo liegt, öffnete. Allein bei *Fragaroides* sieht man den Canal, dem Rectum angeschmiegt, bis viel weiter nach vorn reichen, etwa bis über die Mitte des Cloakenraumes hinaus, während der jüngste Embryo im hintersten Cloakenabschnitt liegt. Wie aber oben (p. 642) schon bemerkt wurde, soll nach Maurice die Oviductöffnung einen langen Schlitz bilden, der vom Vorderende des Eileiters bis zum Grunde der Cloakenhöhle reicht, so dass hier immer noch Eier austreten und befruchtet werden können, auch wenn weiter vorn bereits ältere Embryonen vorhanden sind.

Etwas höher differenzirt erweisen sich die Brutapparate bei manchen anderen Polycliniden, und in der vollendetsten Ausbildung treten sie bei Distomiden auf. Doch oft verhalten sich nicht alle Species einer Gattung in dieser Beziehung gleichartig, sondern die einen bewahren ihre Atrialräume stets unverändert, auch wenn sie mit Embryonen und Larven erfüllt sind, die anderen entwickeln einfache oder complicirtere Brutsäcke. Dieses Vorkommen beweist, dass diese letzteren mehrmals selbstständig in verschiedenen Gruppen phylogenetisch entstanden sind. So besitzt z. B. *Amaroucium simplex* noch keinen besonders differenzirten Brutraum, sondern Eier und Embryonen liegen im unveränderten Peribranchialraum (Sluiter, 1898). Bei *A. roseum* liegen sie im dorsalen, als Bruthöhle functionirenden Abschnitt des Cloakenraumes hintereinander, und dieser erscheint bereits durch eine in frontaler Richtung, also parallel zur Rückenseite, verlaufende Falte unvollkommen von dem ventralen, die Fäces enthaltenden abgegrenzt. Salensky (1892) hat diese Falte vielleicht nicht sehr passend als Placentafalte bezeichnet; sie verläuft nicht conti-

nuirlich und ganz gerade, sondern legt sich um jeden einzelnen Embryo ringförmig herum, erfährt also Unterbrechungen. Ganz ähnlich verhalten sich nach Salensky auch *Fragarium arcolatum* und *Circinalium concrescens*, während bei *Amaroucium fuscum* nach Drasche (1883) besondere Brutsäcke ausgestülpt werden, die bei verschiedenen Individuen eine wechselnde Länge besitzen und, wie bei vielen Distomiden, mit zahlreichen Embryonen erfüllt sind. Meines Erachtens stellen uns die von Salensky beschriebenen Formen der Bruthöhlen durchaus nicht ganz eigenartige und den anderen Synascidien fremde Verhältnisse dar, sondern es handelt sich bei ihnen lediglich um schärfer differenzirte, durch besondere Falten des Cloakenepithels deutlicher abgegrenzte Ausbuchtungen des Atrialraums. Auch in der Gattung *Polyclinum* erscheinen die Bruträume auf verschiedenen Stadien der Ausbildung, oder sie fehlen auch noch gänzlich.

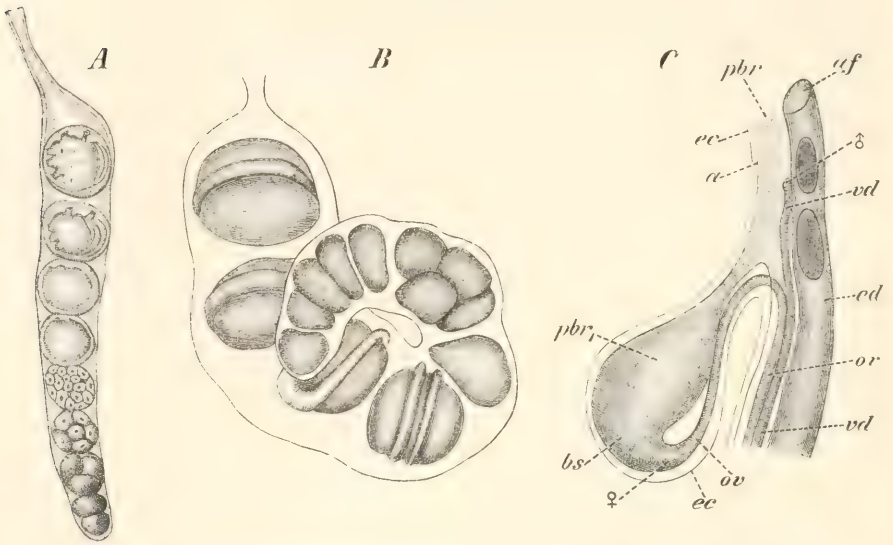
Bei manchen Polycliniden (*Amaroucium fuscum*) und Claveliniden (*Ecteinascidia diligens* Sluiter, *Podoclavella meridionalis* Herd.) und vor allem in der Familie der Distomiden (*Colella*, *Distaplia*, *Julinia*) entwickeln sich aus den seichten Ausbuchtungen des Peribranchial- und Cloakenraums umfangreiche Brutsäcke, die mit Eiern und Embryonen erfüllt sind und nur durch eine kleine Oeffnung mit der Atrialhöhle im Zusammenhang stehen. Offenbar haben diese Brutsäcke, wie oben schon bemerkt worden ist, erst innerhalb der verschiedenen Gattungen ihre Ausbildung erlangt. So sind sie meines Wissens nur bei den oben genannten *Ecteinascidia* und *Podoclavella* als umfangreiche Bildungen beschrieben worden, während sie anderen Arten dieser Gattungen noch fehlen. Ebenso wird ausdrücklich betont, dass manche *Colella* (z. B. *C. Kükenthali* nach Gottschaldt) keine Bruttaschen besitzen, obwohl sie bei den meisten anderen sehr gross werden und über ein Dutzend Embryonen führen, und dass sie bei manchen *Distaplia* nur sehr wenig umfangreich sind und nur zwei, höchstens drei Embryonen enthalten (*D. occidentalis* Ritter), während sie bei anderen vier oder vielleicht auch fünf (*D. labrica* Drasche) oder auch acht und vielleicht noch mehr (*D. magnilarva*) Embryonen einschliessen.

Allerdings darf nicht verschwiegen werden, dass die wahren Brutsäcke in der Regel sich nur in voll geschlechtsreifen Thieren ausbilden und daher sicher bei zahlreichen Arten vorhanden sein dürften, bei denen sie bisher nicht aufgefunden worden sind, weil nur jugendlichere Stöcke untersucht werden konnten. Andererseits sind aber doch auch voll geschlechtsreife Distomiden beobachtet worden, die bestimmt keine echten Brutsäcke entwickeln, weil Embryonen aller Stadien und Larven frei in den Peribranchialräumen und in der Cloake lagen, und zwar entweder ohne diese Höhlungen irgendwie merklich zu verändern (*Distoma crystallinum*), oder indem sie in diesen grössere oder kleinere Erweiterungen hervorriefen (*Distoma circumvallatum* Sluiter, *D. mucosum* Drasche).

Die wahren Brutsäcke erweisen sich als zumeist umfangreiche, am

vorderen Ende in der Regel durch einen verjüngten Stielabschnitt mit dem Ascidienkörper zusammenhängende schlauch- oder sackförmige Ausstülpungen der gesammten Leibeswand in die Masse des gemeinsamen Cellulosemantels hinein. Bei der socialen *Ecteinascidia diligens* fehlt ein solcher, allen Individuen des Stockes gemeinsamer Mantel, und daher ragt der Brutsack als ein mächtiger Fortsatz, der auch von einer Cellulosemantelschicht überdeckt ist, weit über die Oberfläche des Thieres

Fig. 146.



A Brutsack von *Distaplia magnilarva* (nach Della Valle), circa $^{15}/_{1}$; *B* von *Colella pedunculata* (nach Herdman), $^{33}/_{1}$; *C* schematische Darstellung des Baus eines jungen Brutsackes von *Distaplia*.

a = Aussenwand des rechten Peribranchialraums; *af* = After; *bs* = Brutsack; *ec* = ektodermales Hautepithel; *ed* = Enddarm; *ov* = Oviduct; *pbr* = rechter Peribranchialraum; *pbr,* = seine Ausstülpung zum Brutsack; *vd* = Vas deferens; ♂ = seine Oeffnung in die Cloake; ♀ = Oeffnung des Eileiters in die Brutsackausstülpung des rechten Peribranchialraums.

frei empor. Stets inserirt sich der Brutsack an der Dorsalseite entweder ganz im Bereiche der Cloake, oder, wie es bei *Distaplia* der Fall ist, etwas weiter hinten, wo noch die beiden Peribranchialräume durch das Dorsalseptum und den Enddarm getrennt sind. Ist er klein, so erscheint er zumeist birnförmig mit kolbigem Blindende und auf jüngeren Stadien zeigen auch die grossen Brutsäcke häufig eine ähnliche Form (Textfig. 146 *C*). Die grossen Säcke mancher *Distaplia* und *Colella* und der *Ecteinascidia* erreichen eine Länge, die die des ganzen Thieres selbst erheblich übertreffen kann, und dann bleiben sie nicht immer ganz gerade gestreckte Schläuche, sondern rollen sich mit dem verjüngten Blindende spiralig ein (Textfig. 146 *A* und *B*). Gerade umgekehrt, als auf den

Jugendstadien, erscheinen nämlich die grossen voll entwickelten Brutsäcke zumeist am Hinterende wieder verjüngt, wenn auch gewöhnlich nicht so stark wie am stielförmigen Vorderabschnitt. Bei der genannten *Ecteinascidia* ist das aber nicht der Fall, und das Hinterende ist hier sehr ansehnlich gross, wie auch vorn der enge Stieltheil fehlt, weil der Brutsack mit weiter Oeffnung sich den Atrialräumen verbindet. Uebrigens erstreckt sich der Brutsack bei dieser Ascidie, nach der Abbildung von Sluiter (1900) zu urtheilen, nicht nach hinten zu, sondern er verläuft fast horizontal, senkrecht zur Längsaxe und zum Endostyl, nimmt aber, wie überall, hinten dorsal seinen Ursprung.

Die Verjüngung des Hinterendes steht im Zusammenhang mit der oben schon angedeuteten Anordnung der Embryonen in einer bestimmten Altersreihe, so dass die jüngsten und kleinsten hinten, die grössten vorn liegen. Bei *Ecteinascidia* ist eine derartige Gruppirung nicht beobachtet worden, und in dem ausserordentlich umfangreichen Brutsack liegen, sowie auch in den Atrialräumen, die Embryonen regellos durcheinander. Jene regelmässige, dem Alter der Embryonen entsprechende Lagerung hat dem Verständniss lange Zeit Schwierigkeit bereitet, denn es liess sich nicht verstehen, wie gerade die jüngsten Embryonen, die doch aus den Eiern stammen müssen, die zuletzt den Eileiter verlassen haben, an das hintere Blindende gelangen können. Entweder, so nahm man an, wandern diese jüngsten Eier zwischen den in Entwickelung begriffenen Embryonen hindurch, um erst dann, wenn sie am Hinterende des Brutsackes angelangt sind, mit der Furchung zu beginnen, oder es enthält schon der jugendliche Brutraum von Anfang an eine bestimmte Zahl Eier, die erst nachträglich nach und nach befruchtet werden und zwar zuerst die vordersten, später erst die hintersten. Durch die Beobachtungen liess sich aber keine dieser Annahmen in einer einwandfreien Weise thatsächlich begründen. Erst die Untersuchungen von Bancroft (1899) haben den wahren Sachverhalt bei *Distaplia* aufgeklärt.

Da der Brutsack überall zunächst als eine hernienartige Ausstülpung der Leibeswand entsteht, ist er aussen und innen von je einem besonderen Epithel begrenzt: aussen vom ektodermalen Hautepithel, innen vom äusseren Cloaken- oder Peribranchialepithel.

Bei *Distaplia occidentalis*, und wahrscheinlich werden sich viele andere Arten ebenso verhalten, entspringt die innere Schicht des Brutsackes aus der Aussenwand des rechten Peribranchialraums, da an der Ursprungsstelle des Brutraums die mediane Cloakenvereinigung der beiden Peribranchialhöhlen noch nicht erfolgt ist. Zwischen den beiden Epithelien der Leibeswand liegt stets Mesenchymgewebe, und dieses wuchert mit in die Brutsackausstülpung hinein. Zumeist ist allerdings dieses Bindegewebe nur in äusserst spärlicher Menge vorhanden, und es kann im Brutsack bis auf wenige Zellen, ja vielleicht auch gänzlich schwinden. Andererseits aber erscheint es auch in seltenen Fällen verhältnissmässig stark entwickelt und bildet eine dickere Mittelschicht, die nicht nur

Bindegewebe, sondern gelegentlich auch Muskulatur führt. So erwähnt z. B. Sluiter (1895), dass die grössten Bruttaschen der *Podoclavella meridionalis* kräftige Ringmuskeln besässen.

Die Brutsäcke der Clavelinidenn dürften lediglich als Ausstülpungen der Atrialräume sich bilden und daher nur aus diesen eben erwähnten Theilen bestehen. Bei *Distaplia* und wohl auch bei *Colella* tritt als ein weiterer Antheil das Endstück des Eileiters hinzu, das in die bruchsackartige Ausstülpung des Ektoderms hineinwächst und erst am entgegengesetzten blinden Ende sich in die Peribranchialausstülpung öffnet (Textfigur 146 *C*). Diese letztere nimmt also nach und nach an ihrem Hinterende die reifen Eier auf, und die sich entwickelnden Embryonen schieben sich in ihr allmählich nach vorn zu vor, während am Hintertheile nur jüngere Stadien und Eier vorhanden sein können. So erklärt sich die Anordnung der Embryonen in einer bestimmten Altersreihe.

Es scheint, dass da, wo solche echte Brutsäcke auftreten, die Embryonen und Larven überhaupt nicht mehr in die Cloakenhöhlen der Einzelthiere hineingelangen, wenigstens nicht nothwendiger Weise dorthin gelangen müssen. Denn bei *Distaplia occidentalis* hat Bancroft eine völlige Abschnürung der Säcke von dem übrigen Körper beobachtet und festgestellt, dass, bei gleichzeitig eintretender Rückbildung der Zooide des Stockes, die Brutsäcke im gemeinsamen Cellulosemantel sich nach der Oberfläche zu verschieben, füglich in die gemeinsamen Cloakenhöhlen der Systeme oder der ganzen Colonie sich öffnen, so dass die Larven von hier aus ins Freie gelangen können. Schon Herdman hatte betont, dass die vordere Oeffnung der Brutsäcke in das Atrium so klein sei, dass die Larven hier nicht hindurch könnten, falls keine spätere Erweiterung einträte.

Kaum jemals ist an jedem Thiere des Stockes eine Bruttasche entwickelt, und da häufig die Geschlechtsreife nur zu einer ganz bestimmten Jahreszeit und dann bei allen erwachsenen Thieren eines Stockes ziemlich gleichzeitig eintritt, so möchte vielleicht der Schluss nicht ungerechtfertigt erscheinen, dass viele Zooide überhaupt keine Brutapparate zur Ausbildung gelangen lassen. Ueber die Ursachen dieser Erscheinung hier Vermuthungen zu äussern, möchte ich mich enthalten.

Im Gegensatz zu diesem Fehlen von Brutsäcken bei manchen Individuen steht die Thatsache, dass zuweilen mehrere Säcke von einem Thiere ausgebildet werden. Das scheint, wenigstens nach den Angaben von Sluiter (1895), bei *Podoclavella meridionalis* regelmässig der Fall zu sein. Hier soll sich die Leibeswand an verschiedenen Stellen zu grösseren oder kleineren Bruttaschen ausstülpen können, die 10—16 Embryonen und auch freischwimmende Larven enthalten. Die grössten, mit kräftigen Ringmuskeln versehenen Säcke liegen im Abdomen, nur wenige, und oft gar keine, treten am Thorax auf; alle finden sich fast ausschliesslich auf der rechten Seite des Thieres und werden schon in ganz jungen Individuen angelegt. Eine Betheiligung des Oviducts scheint

nach diesen Befunden Sluiter's so gut wie ausgeschlossen, und es kann sich nur um Aussackungen der Leibeswand handeln. —

Wohl in den meisten Fällen liegen die Embryonen frei in den Bruträumen, oder sie sind deren Wänden dicht angeschmiegt, vielleicht auch mit ihnen leicht verklebt, aber nicht organisch fest verbunden und innig verwachsen. Doch tritt auch das Letztere zuweilen ein, wie zuerst Salensky (1892) für *Fragarium arcolatum*, *Circinalium concrescens* und *Amaroucium roseum* nachgewiesen hat, und dann bilden sich gewebliche Veränderungen an den Verwachsungsstellen aus, die sowohl das Ei und seinen Follikel als auch die äusseren Atrialwandungen betreffen können. Salensky hat diese veränderten Theile als Placentarbildungen bezeichnet und eine Placenta materna und eine fötale Placenta unterschieden. Die erstere wird durch einen verdickten Wulst dargestellt, der überall dort auftritt, wo das Ei der Wand des Brutraums aufsitzt. Die histologische Veränderung scheint lediglich darin zu bestehen, dass das flachere Epithel der Cloaken- oder Peribranchialhöhle vielleicht bei gleichzeitiger Wucherung des Bindegewebes sich verdickt, was auch lediglich als eine Folge des durch die Berührung mit dem Ei hervorgerufenen Reizes aufgefasst werden könnte. Die fötale Placenta wird durch den verdickten Theil des Eifollikels und die unmittelbar unter ihm liegenden Testazellen dargestellt, die im Bereiche der Festheftungsregion eine mehrschichtige Zellplatte bilden sollen. Ueberdies unterscheidet Salensky noch eine besondere Placentafalte (p. 682), die aber nichts Anderes ist, als die bei den verschiedenen Formen sehr verschieden gestaltete Falte des äusseren Cloakenepithels, die mehr oder minder unvollkommen den Brutraum abgrenzt. (Weitere Angaben folgen im dritten Abschnitt des XIV. Kapitels.)

Uebrigens treten kleinere oder grössere Falten des äusseren Peribranchialepithels auch bei den Botrylliden und vielleicht auch noch bei manchen anderen Formen auf, bei denen sie bisher noch nicht beobachtet worden sind. Im *Botryllus* umgiebt die Falte glockenförmig den der Leibeswand zugekehrten Theil des Embryos und trägt so in der That zu dessen Befestigung am Mutterthier bei (Fig. 12, Taf. XXVI), ohne dass aber an dieser Stelle eine bemerkenswerthe Veränderung der Gewebe eintreten möchte. Ob es daher zweckmässig ist, von einem besonderen Placentarorgan zu sprechen, dürfte mindestens fraglich sein.

5. Die systematische Bedeutung der Geschlechtsorgane.

Bereits an verschiedenen anderen Stellen dieses Kapitels habe ich darauf hinweisen müssen, dass der Bau der Geschlechtsorgane für die Beurtheilung der systematischen Stellung einer Species von weitgehender Bedeutung ist. Wenn ich hier diese Frage noch einmal im Zusammenhange erörtere, kann ich es nicht vermeiden, Thatsachen, die bereits in den früheren Abschnitten mitgetheilt wurden, zu wiederholen oder wenigstens nochmals anzudeuten. Es lässt sich nicht verkennen, dass

bei den neueren Versuchen, die Gattungen der einzelnen Familien in einer den stammesverwandtschaftlichen Beziehungen entsprechenden Weise abzugrenzen, die Genitalorgane mehr berücksichtigt werden als früher, ja zuweilen sind sie als das wichtigste Merkmal betrachtet worden, das die Aufstellung einer neuen Gattung und nicht nur einer Species rechtfertigt. Das gilt z. B. für manche Cynthideen und zwar besonders für gewisse Styelinen. Lacaze-Duthiers und Delage kamen zu dem Ergebniss, dass für die Diagnose der Cynthideen der Geschlechtsapparat von allen Organen weitaus die grösste Bedeutung besitze, denn seine Verschiedenheiten seien so charakteristisch, dass sie beim ersten Anblick eine Bestimmung nicht nur der Subfamilie und Gattung, sondern auch der Species gestatten. Wenigstens erwiesen sich die 14 von den französischen Forschern beschriebenen Arten in Bezug auf die Geschlechtsorgane so wesentlich verschieden, dass diese Eigenthümlichkeiten in die Speciesdiagnosen aufgenommen werden konnten.

Schon Heller (1877) hatte eine Auflösung der alten Savigny'schen Gruppe der Cynthiae Styelae (*Styela*) in die zwei Untergattungen *Polycarpa* und *Styela* vorgenommen, weil „bei den einen die Geschlechtsorgane zahlreiche, mehr oder weniger regelmässig angeordnete, rundliche oder längliche Säckchen im Peribranchialraum bilden, während bei anderen die Geschlechtsdrüsen in Form einfacher oder gelappter länglicher Schläuche erscheinen". Als ein weiteres unterscheidendes Merkmal der beiden Gattungen wurde noch das Verhalten des Darmcanals angeführt, der bei *Styela* eine enge Schlinge, bei *Polycarpa* eine weite, nach innen offene bilden sollte. Es ist aber bereits oben (p. 450) darauf hingewiesen worden, dass die beiden auf die Beschaffenheit der Geschlechtsorgane und des Darms sich gründenden Gattungsmerkmale nicht immer zusammentreffen, und manche Forscher (Sluiter) erkennen diese beiden Gattungen überhaupt nicht als scharf gesonderte natürliche Gruppen an. In der That sind auch die beiden Typen der Geschlechtsorgane keineswegs so scharf geschieden, wie Heller und Lacaze-Duthiers und Delage nach Untersuchung von einer Anzahl Mittelmeer- und atlantischer Formen angenommen haben, vielmehr erscheinen sie durch zahlreiche Zwischenformen miteinander verbunden, so dass bei vielen Styelinen Gonaden vorkommen, die bald mehr, bald weniger den typischen Polycarps der *Polycarpa* oder den langen Geschlechtsschläuchen der *Styela* ähnlich sind. Dazu kommt, dass auch die Zahl der Gonaden kein durchgreifendes, die beiden Gattungen scharf trennendes Merkmal darstellt, denn wie die oben (p. 651 u. fg.) angeführten Beispiele erweisen, lassen sich die verschiedenen Arten *Styela* und *Polycarpa* nach der Zahl der Gonaden in eine ganz continuirliche Reihe bringen, und es bleibt dem subjectiven Ermessen ein weiter Spielraum, wohin dann die Grenze zu verlegen sei, die die zahlreichen Polycarps der *Polycarpa* und die wenigen Gonaden der *Styela* scheidet. Uebrigens wird der Gonadenbau einiger als typisch geltenden *Styela* von den verschiedenen Forschern verschieden

Erklärung von Tafel XXVII.

Ascidien.

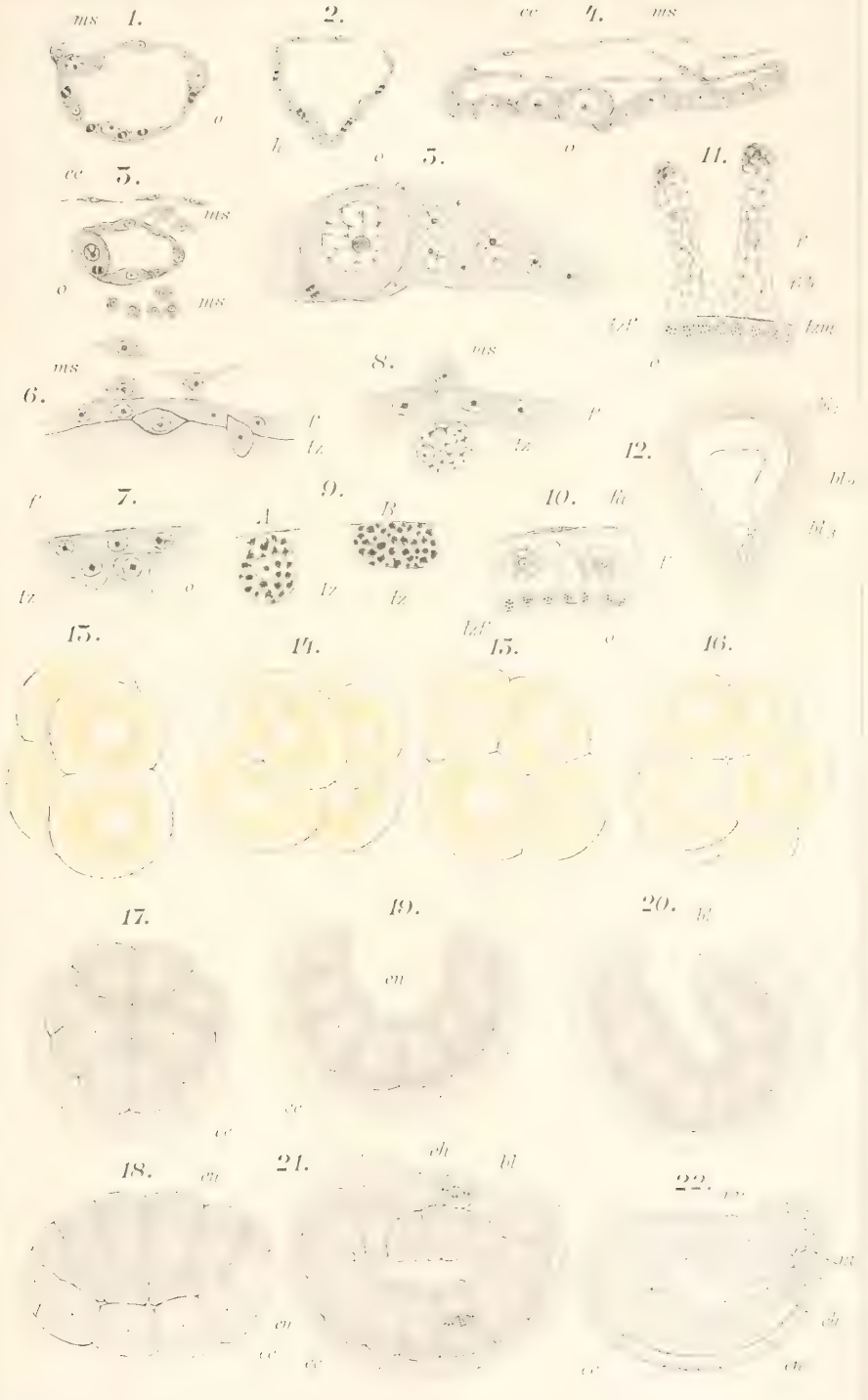
Fig.

1. u. 2. Zwei Querschnitte durch die Anlage der Zwitterdrüse einer jungen, 5 mm langen *Clavelina lepadiformis*. $\frac{396}{1}$.
3. Querschnitt durch ein jüngeres Stadium des Zwitterorgans einer 4 mm langen *Clavelina*. $\frac{396}{1}$.
4. Querschnitt durch das Ovarium einer jungen, durch Knospung entstandenen *Clavelina;* der Hoden ist bereits abgetrennt und stellt eine vielfach gelappte Drüse dar. $\frac{267}{1}$.
5. Stück aus dem Keimepithel einer geschlechtsreifen *Clavelina*. $\frac{1000}{1}$.
6. Querschnitt durch den peripheren Theil einer jungen Eizelle von *Clavelina*. Einwanderung der Testazellen. $\frac{1000}{1}$.
7. Schnitt durch ein etwas älteres Ei. $\frac{1000}{1}$.
8. Aus einem Schnitt durch ein *Clavelina*-Ei, das auf einem noch vorgerückteren Stadium der Entwickelung steht. $\frac{1000}{1}$.
9. *A* u. *B* Zwei Testazellen aus einem *Clavelina*-Ei, das sich zur Bildung der Richtungskörper anschickt. $\frac{1000}{1}$.
10. Schnitt durch die Follikelhüllen einer jungen Eizelle von *Ciona intestinalis*. $\frac{500}{1}$.
11. Schnitt durch die Follikelhüllen eines fast reifen *Ciona*-Eies aus dem Eileiter. $\frac{396}{1}$.
12. Gastrulastadium von *Clavelina lepadiformis*. Es sind die Conturen von drei aufeinander folgenden Stadien des allmählich sich schliessenden Blastoporus (bl_1, bl_2 u. bl_3) ein und desselben Embryos eingetragen worden. $\frac{175}{1}$.

Fig. 13—20 beziehen sich auf *Clavelina lepadiformis;* Fig. 21 u. 22 (nach Van Beneden und Julin) auf *Clavelina Rissoana.*

13. Vierzelliges Stadium. $\frac{110}{1}$.
14. Sechszelliges Stadium. $\frac{110}{1}$.
15. Achtzelliges Stadium in seitlicher Ansicht. $\frac{110}{1}$.
16. Achtzelliges Stadium, von der Ventralseite aus gesehen. $\frac{110}{1}$.
17. Sechzehnzelliges Stadium, von der Dorsalseite aus gesehen. $\frac{110}{1}$.
18. Gastrulastadium (Plakula) im optischen Querschnitt. $\frac{110}{1}$.
19. Vorgerückteres Gastrulastadium im optischen Querschnitt. $\frac{110}{1}$.
20. Dasselbe Stadium im optischen Medianschnitt, von rechts gesehen. $\frac{110}{1}$.
21. Optischer Medianschnitt durch einen älteren Embryo.
22. Optischer Medianschnitt durch einen noch älteren Embryo. Bildung des Nervenrohres im hinteren Körperabschnitt. (Schwächere Vergrösserung als in der vorhergehenden Figur.)

bl = Blastoporus; *fa* = äusseres plattes Follikelepithel; *fch* = Chorionmembran des Follikels; *ni* = Neurointestinalcanal; *tzf* = Follikel aus ursprünglichen Testazellen gebildet; *tzm* = Membran an der Basis des Testazellenfollikels.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
ms
o
h
cc
f
tz
tzf
tzm
A
B
fa
bl
en
ch

Erklärung von Tafel XXVIII.

Ascidien.

Fig.

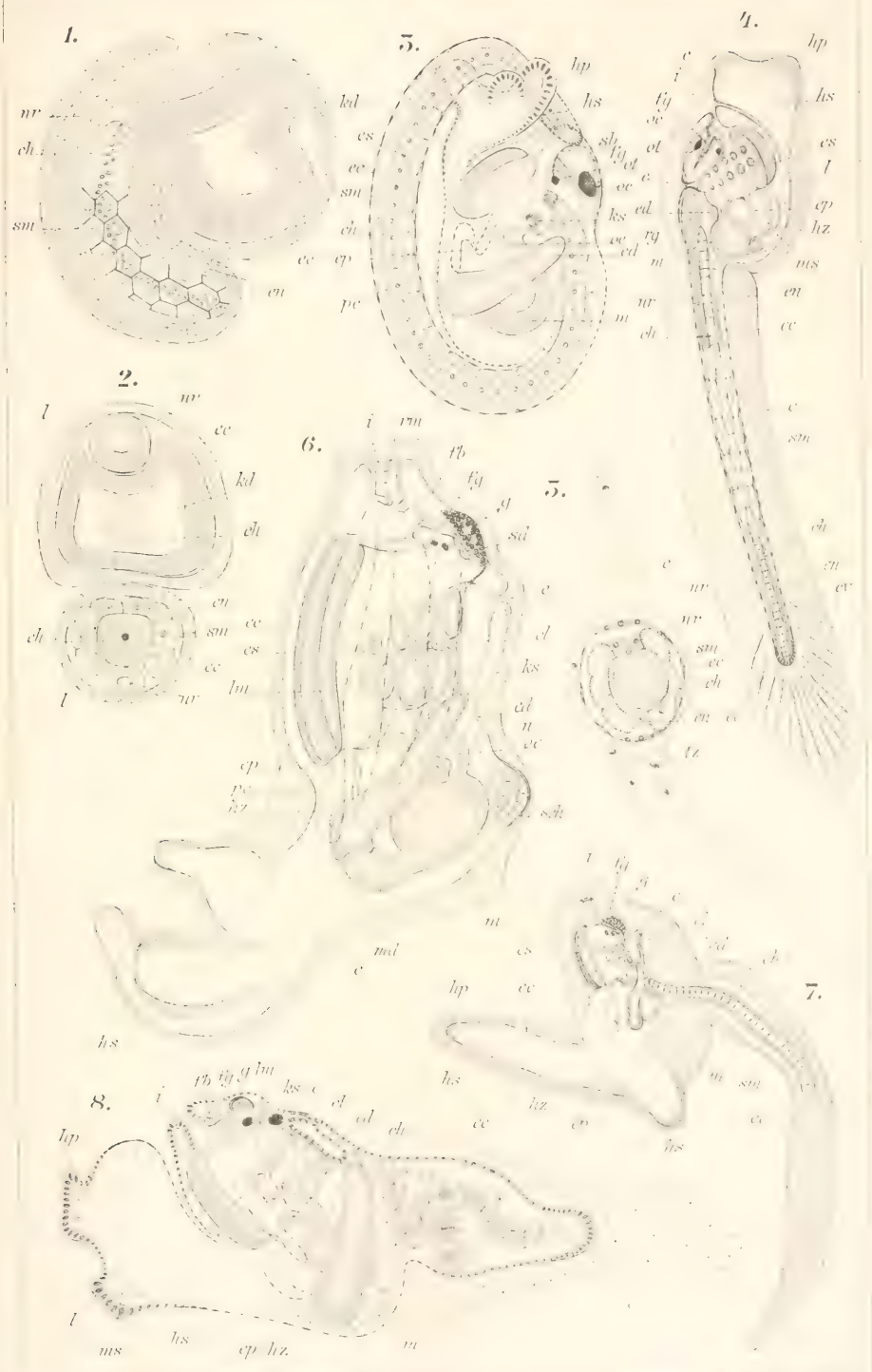
1. Embryo mit gekrümmter Ruderschwanzanlage; das Nervenrohr ist vorn noch weit offen, die die Chorda überlagernden Schwanzmuskelzellen haben die Form von einwenig langgestreckten Sechsecken. $\frac{1}{1}\frac{2}{7}^{0}$.
2. Optischer Frontalschnitt durch einen etwas älteren Embryo. $\frac{1}{1}\frac{2}{7}^{0}$.
3. Ausgebildeter Embryo, unmittelbar vor Sprengung des Follikels, von links gesehen. $\frac{8}{1}^{0}$.

In Fig. 1—3 ist der den Embryo umhüllende Follikel nicht eingezeichnet worden.

4. Aeltere freischwimmende Larve. Der Ruderschwanz ist um 90° gedreht worden, so dass er seine Breitseite dem Beschauer zukehrt und die das Nervenrohr führende, an der linken Seite der Larve verlaufende Kante nach der Dorsalseite verschoben ist. Die Mitte des Schwanzes zeigt bei hoher Einstellung die Muskelbänder; vorn und hinten optischer Durchschnitt durch die Medianebene, Chorda und Nervenrohr sichtbar. Circa $\frac{5}{1}^{0}$.
5. Querschnitt durch den Ruderschwanz einer eben frei gewordenen Larve. $\frac{2}{1}\frac{7}{0}^{0}$.
6. Junges Thier einige Tage nach der Festheftung, von der linken Seite gesehen. $\frac{8}{1}^{0}$.
7. Larve, die sich im Peribranchialraum des Mutterthieres festsetzte, ohne eine freischwimmende Periode durchzumachen. Die Rückbildung des Ruderschwanzes ist beträchtlich verzögert; Haftfortsätze, Kiemendarm und Verdauungstractus sind in der Entwickelung weit vorgeschritten. $\frac{3}{1}\frac{5}{0}^{0}$.
8. Larve unmittelbar nach der Festheftung; der Larvenschwanz beginnt, sich aus dem Cellulosemantel herauszuziehen, Chorda und Schwanzmuskulatur in spiraliger Einrollung. $\frac{8}{1}^{0}$.

Sämmtliche Abbildungen stellen Entwickelungsstadien der *Clavelina lepadiformis* dar.

cr = Streifenförmige Verdickungen im Hinterende des Cellulosemantels des Ruderschwanzes; *ed* = Enddarm; *en* = Entodermaler Zellstrang im Ruderschwanz der Larve; *hs* = Ektodermale Haftfortsätze, zur Festheftung dienend, mit Haftpapillen versehen; *rg* = Rumpfganglien; *sch* = rudimentärer Ruderschwanz, zu einem Zellhaufen rückgebildet; *tz* = Zellen im Cellulosemantel.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.

beurtheilt. Uebereinstimmung herrscht nur darüber, dass die wenig zahlreichen Ovarien lange Schläuche bilden, die Hoden aber sollen bei *St. variabilis* und *armata* nach Lacaze-Duthiers und Delage als zahlreiche, von den Eierstöcken völlig unabhängige Gebilde auftreten, während andere Forscher bei allen *Styela* stets typische Zwitterdrüsen beobachteten (vgl. oben, p. 656). Die beiden französischen Autoren haben die Hodenform, die sie bei jenen beiden Arten antrafen, als für die ganze Gattung characteristisch angesehen: „Mais toujours, et c'est là, par rapport aux Cynthinées un caractère distinctif que les auteurs n'ont pas mis en relief: la partie mâle est nettement distincte de la partie femelle. Les follicules testiculaires peuvent être accolés à l'ovaire, mais cette union est toujours superficielle, et l'indépendance des deux glandes est facile à constater sans dissection. En outre, autant que nous avons pu en juger, les affirmations de quelques zoologistes, qui disent avoir vu les canaux mâle et femelle s'accompagner jusqu' à leur terminaison et s'ouvrir auprès l'un de l'autre, demandent à être confirmées, et nous pensons que la séparation des orifices des deux sexes est un caractère du genre *Styela*." Dass alle früheren Autoren, die eingehender die Geschlechtsapparate der *Styela* beschrieben haben, ein nicht vorhandenes gemeinsames Vas deferens für alle Hodenfollikel, die an einem Ovarium liegen, irrthümlicher Weise angenommen haben könnten, scheint mir nicht sehr wahrscheinlich zu sein. In der Voraussetzung, dass auch Lacaze-Duthiers und Delage sich nicht getäuscht haben, halte ich vielmehr die Annahme für berechtigter, dass die Hoden der verschiedenen Arten der Gattung *Styela* einen verschiedenen Bau aufweisen möchten, und dann liegt für den, der den Geschlechtsorganen eine sehr weitgehende Bedeutung für die Ascidiensystematik zuerkennt, die Erörterung der Frage nahe, ob nicht vielleicht eine weitere Auflösung der Gattung in zwei neue oder in Untergattungen auf Grund der Verschiedenheiten der Hoden vorgenommen werden müsse.

In einer ganz anderen Weise als seine Vorgänger hat Roule (1885) die beiden Gattungen *Styela* und *Polycarpa* voneinander abzugrenzen versucht. Zwar legt auch er auf die Unterschiede des Geschlechtsapparates den besonderen Nachdruck, aber es sind für ihn nicht zahlreiche gesonderte Polycarps, die die letztgenannte Gattung auszeichnen, sondern er fasst den Gattungsbegriff viel enger und rechnet zu *Polycarpa* nur solche Formen, die, wie *P. varians*, Zwittergonaden besitzen, deren tief in die Leibeswand eingebettete Basaltheile mehr oder minder vollständig mit einander verwachsen sind (siehe oben, p. 637, und Tafel XXVI, Fig. 8). Infolge dieser engen Definition der Gattung *Polycarpa* muss Roule gerade eine Anzahl solcher Arten, die fast allgemein als die typischsten *Polycarpa* angesehen werden, zum Genus *Styela* stellen. Es scheint mir auf der Hand zu liegen, dass bei einem solchen Verfahren für eine naturgemässe Abgrenzung der beiden Gattungen nichts gewonnen ist.

Aus diesen Erörterungen ergiebt sich der Schluss, dass die sehr zahlreichen Arten, die gegenwärtig in den beiden Gattungen *Polycarpa* und *Styela* untergebracht sind, sich lediglich auf Grund von Verschiedenheiten der Geschlechtsorgane in zwei natürliche, scharf getrennte Gruppen nicht eintheilen lassen. Vielmehr hat es den Anschein, als ob alle diese Species nur einem grossen Formenkreis angehören möchten, in welchem mehrere Arten selbstständig und unabhängig voneinander ihre Geschlechtsorgane zum Theil in einem ganz ähnlichen Sinne phylogenetisch umgebildet haben oder noch umzuwandeln im Begriffe stehen. Ich glaube also, dass die Auflösung der zwei oder wenigen zwitterigen Gonadenschläuche der typischen *Styela* in die zahlreichen Polycarps des *Polycarpa*-Typus innerhalb der Gruppe mehrmals sich vollzogen hat, und demnach könnte die Gattung *Polycarpa* keine einheitliche, den natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen entsprechende sein.

Anders liegen wohl die Verhältnisse bei zwei anderen Styelinen, die in neuerer Zeit von Lacaze-Duthiers und Delage als besondere Gattungen betrachtet wurden, bei *Stolonica* und *Heterocarpa*. Beide Formen sind schon längst bekannt und wurden früher den Gattungen *Cynthia*, *Polycarpa* und selbst *Ascidia* zugezählt, doch unterscheiden sie sich von allen anderen nächstverwandten Styelinen ganz scharf und bestimmt durch den Bau der Geschlechtsorgane. Wie bereits oben (p. 619 und fg.) beschrieben wurde, finden sich bei *Heterocarpa* nur getrenntgeschlechtliche Gonaden, und zwar liegen die Hoden und Ovarien auf verschiedenen Körperseiten rechts und links; bei *Stolonica* dagegen kommen neben rein männlichen Geschlechtsdrüsen Zwittergonaden vor, die zuerst als Hoden, dann als Ovarien functioniren. Die anderen anatomischen Eigenthümlichkeiten kommen diesen Unterschieden gegenüber erst in zweiter Linie als Gattungsmerkmale in Betracht. Auch die Gattung *Styelopsis* ist leicht an den Geschlechtsorganen von allen anderen Styelinen zu unterscheiden; sie besitzt nur eine Zwittergonade, die sich aus einem einheitlichen Ovarium und zahlreichen Hoden zusammensetzt (vgl. p. 617 u. 658).

Uebrigens hat schon 1824 MacLeay den Bau der Geschlechtsorgane als das wichtigste Gattungsmerkmal angesehen, das zur Aufstellung einer neuen Gattung berechtige, wenn nur die Unterschiede hinreichend scharf hervortreten. Das von ihm unter dem Namen *Dendrodoa* beschriebene neue Genus kennzeichnet sich in erster Linie durch die nur in der Einzahl auf der rechten Körperseite auftretende Gonade, die — im Gegensatz zu *Styelopsis* — eine verzweigte Masse bildet. MacLeay kannte nur eine Species; neuerdings haben Hartmeyer (1899) und Ritter (1899) ein jeder noch zwei andere Arten beschrieben, bei deren Bestimmung sie kleinere Unterschiede in der Gonadenform mit verwertheten.

Letzthin hat Michaelsen versucht, die auch durch Knospung sich vermehrenden stockbildenden Polystyelidae, die vielfach als die nächsten Verwandten der Styelinen betrachtet werden, auf Grund der Geschlechtsorgane in neue Gattungen einzutheilen. Die Gattungen *Allocarpa* und

Chorizocormus besitzen getrenntgeschlechtliche Gonaden, die bei den zum ersten Genus gehörenden Arten so vertheilt sind, dass links die Hoden, rechts die Ovarien stehen. Die einzelnen Species unterscheiden sich dann im Besonderen durch die Art und Weise, wie auf den beiden Körperseiten des Thieres die männlichen oder weiblichen Drüsen angeordnet sind. *Polyzoa* und *Gymandrocarpa* tragen Zwitterdrüsen: diese bilden bei der ersten Gattung jederseits vom Endostyl ziemlich genau eine Reihe und zeigen nur eine einzige einfache Hodenblase als männlichen Antheil, während sie bei *Gymandrocarpa* nur in sehr geringer Zahl vorhanden sind und in der Regel einen aus zwei Stücken zusammengesetzten männlichen Theil besitzen.

Neuerdings hat Van Name (1902) den Gattungsbegriff *Gymandrocarpa* enger gefasst und die Arten, die nur zwei oder sogar nur eine Gonade (*Synstyela monocarpa* Sluiter) führen, einen faltenlosen Kiemendarm besitzen und krustenförmige Stöcke bilden, in einer neuen Gattung, *Diandrocarpa*, vereinigt. Ferner stellt er die neue Gattung *Michaelsenia* auf für eine Species, deren Geschlechtsorgane sich genau so wie die von Michaelsen's *Polyzoa* verhalten, nur dass in jeder Gonade 2 Hodenbläschen nachweisbar sind, deren Kiemendarm aber nicht glattwandig ist, sondern 2 bis 4 Falten trägt, und deren Stöcke krustenförmig gebildet sind. Wenn auch Van Name den Bau der Geschlechtsorgane von der weitgehendsten Bedeutung für die Systematik sein lässt, so verwerthet er andererseits doch auch die Stockform und die Beschaffenheit des Kiemendarms bei der Sonderung der Ascidienfamilie in Gattungen. Immerhin werden doch noch Bedenken bestehen können, ob nicht die Gattungsbegriffe etwas zu eng gefasst seien. Das gilt im Besonderen für *Diandrocarpa*, insofern die systematische Bedeutung der Gonadenzahl allzusehr betont erscheint. Man wird bei der Durchsicht der Abschnitte, die die Zahl der Ovarien (p. 649 u. fg.) und der Hoden (p. 675 u. fg.) behandeln, leicht die Gattungen herausfinden, bei denen die Gonadenzahl sehr schwankt, und nichts wäre leichter, als hier neue Genera zu schaffen, wenn man die Anzahl der Geschlechtsdrüsen als Gattungsmerkmal in den Vordergrund stellt. Eine Auflösung der Gattungen *Styela*, *Culeolus* etc. wäre dann unvermeidlich.

Die Zahl der Beispiele, die uns lehren, wie neue Gattungen hauptsächlich auf Besonderheiten der Geschlechtsorgane hin gegründet wurden, liesse sich leicht noch vermehren, doch werden die angeführten durchaus genügen, um die hohe Bedeutung des Genitalapparates für die Ascidiensystematik und im Besonderen für die Eintheilung einer Familie oder Subfamilie in Gattungen darzuthun. In einem Fall aber hat man nicht nur eine neue Gattung, sondern eine ganze Familie aufgestellt, lediglich auf ein eigenthümliches Verhalten der Geschlechtsorgane hin. Unter dem von Kükenthal und Walter 1889 an der Küste von Spitzbergen gesammelten Material fand Gottschaldt eine polyclinidenähnliche Synascidie, die sich dadurch von allen anderen unterschied, dass der

Hoden vollständig im Abdomen, das Ovarium weiter hinten im Postabdomen lag (siehe oben, p. 622). Er benannte die Form mit dem neuen Gattungsnamen *Polyclinopsis* (*Haeckeli*) und stellte sie in eine besondere Synascidienfamilie, in die Polyclinopsidae. Später hat Caullery darauf aufmerksam gemacht, dass auch die bereits Savigny bekannte *Sigillina australis* eine ganz ähnliche Lagerung der Hoden und Ovarien erkennen lasse und daher ebenfalls zu den Polyclinopsiden gerechnet werden müsse.

Meines Erachtens beweist dieses Verfahren eine ungerechtfertigte Ueberschätzung der Bedeutung der Genitalorgane für die Classification der Ascidien. Ich habe oben (p. 621) darauf aufmerksam gemacht, wie die Lage der Geschlechtsdrüsen bei den verschiedenen Arten der Gattung *Polyclinum* und bei deren Nächstverwandten gewissen Schwankungen unterliegt, nur dass sie nicht so weit gehen, dass die bei *Polyclinopsis* vorkommenden Lagebeziehungen erreicht werden. Die typische *Polyclinopsis*-Form wäre gewonnen, wenn bei dem einen oder anderen *Polyclinum* der Hoden um einen Bruchtheil eines Millimeters sich weiter nach vorn verschöbe. Fraglich ist, ob das genügt, um die Aufstellung einer neuen Gattung zu rechtfertigen, auch wenn alle anderen Eigenthümlichkeiten des *Polyclinum*, so im Besonderen die Stockform, sich unverändert erhalten. Ob die australische *Sigillina* sich ebenfalls aus einem *Polyclinum* oder aus einer anderen Polyclinide phylogenetisch entwickelt hat, scheint mir einigermassen zweifelhaft zu sein; sicher aber ist es nicht dieselbe Stammform wie die der *Polyclinopsis* gewesen, und die Verlagerung der Hoden erfolgte bei beiden Gattungen selbstständig und unabhängig voneinander. Ich glaube, dass die Gattungen *Polyclinum* und *Polyclinopsis* näher miteinander verwandt sind, als diese letztere mit *Sigillina*, und demnach scheint es mir wenig Vortheil zu bieten, wenn man auf Grund der ähnlichen Lagerung der Hoden und Ovarien diese beiden, nur durch eine einzige Species vertretenen Gattungen zu einer besonderen Familie erhebt.

XIV. Die Embryonalentwickelung.

Die beiden Entwickelungsweisen der Ascidien, die Embryonalentwickelung und Knospung, zeigen so bedeutende Verschiedenheiten, nicht nur in ihrem ersten Auftreten, sondern auch im Verhalten der späteren Stadien, dass eine gesonderte Betrachtung beider geboten erscheint. Die Embryonalentwickelung verläuft auf zwei verschiedene Weisen. Bei weitaus den meisten Ascidien schlüpft nach Sprengung des Follikels eine freischwimmende Larve aus, die, so wie die Appendicularie, aus zwei Theilen zusammengesetzt ist, aus einem vorderen Rumpf- und einem hinteren Schwanzabschnitt. Während aber bei den Copelaten beide Abschnitte nur in loserem Zusammenhang stehen, ist die Verbindung bei den Larven eine viel innigere, denn ausser dem Nervenstrang

erstrecken sich auch die Chorda und die Muskelbänder mehr oder minder weit in den Rumpf hinein. Die wesentlichen Züge des Appendicularienbaues wiederholen sich in beiden Leibesabschnitten der Larve, aber sie erscheinen in etwas veränderter Gestalt, was sich ja zur Genüge daraus erklärt, dass es sich in dem einen Fall um eine vollständig entwickelte Endform, im anderen um eine Larvenform handelt, die nur transitorische Bedeutung besitzt und während der kurzen Periode, die sie freischwimmend zubringt, vielleicht niemals Nahrung aufnimmt. Die freischwimmende Ascidienlarve wiederholt also, wenn auch nicht rein palingenetisch, so doch nur wenig cänogenetisch, die appendicularienähnlichen phylogenetischen Vorfahrenformen und ist aus diesem Grunde von überaus wichtiger Bedeutung für die Beurtheilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Ascidien. Aus diesem Grunde beansprucht auch der Modus der Embryonalentwickelung, der zur Ausbildung einer geschwänzten Larvenform führt, ein ganz besonderes Interesse und hier eine eingehende Behandlung. Die Literatur über diesen Gegenstand ist ausserordentlich reich und mehrt sich noch alljährlich um zahlreiche bemerkenswerthe Beiträge. Wenn wir auch freilich von einer vollkommenen Kenntniss der Embryonal- und Larvenentwickelung weit entfernt sind, so darf andererseits doch behauptet werden, dass die wesentlichen Eigenthümlichkeiten des Entwickelungsvorgangs aufgedeckt sind.

Ganz anders lautet das Urtheil über den zweiten Modus der Embryonalentwickelung, der nicht mit einer freischwimmenden geschwänzten Larvenform abschliesst, sondern sofort, ohne dass eine solche sich in den Entwickelungsverlauf einschöbe, zu einer festsitzenden Larve hinüberführt. Diese abgekürzte Embryonalentwickelung ist bisher erst in einer nur wenig befriedigenden Vollständigkeit beschrieben worden, und ich werde sie hier im letzten Abschnitt dieses Kapitels besonders behandeln, während der Darstellung des ersten Entwickelungsverlaufs ein viel breiterer Raum gewidmet werden muss.

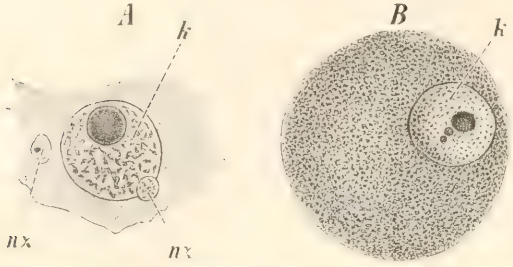
1. Die Geschlechtszellen und ihre Bildung.

a. Das entwickelte Ei nach seinem Austritt aus dem Ovarium.

1. Bau. In übereinstimmender Weise beschreiben alle neueren Autoren das reife Ascidienei, das den Eierstock verlassen hat, als ein complicirtes Gebilde, denn überall fanden sie die eigentliche Eizelle in regelmässiger Weise von Zellen und Zellschichten umgeben. Ausser einem Follikelepithel lässt sich mindestens eine unvollständige Schicht von Testazellen zwischen diesem und der Eizelle nachweisen, und häufig sind mehrere Follikelhüllen und Membranen vorhanden. Neuerdings hat aber Ritter (1899) viel einfacher gestaltete Eier bei *Synoicum irregulare* nachgewiesen. Es ist oben (p. 628) bereits erwähnt worden, dass der gesammte Eierstock dieser Polyclinide einen sehr einfachen Bau zeigt,

aber am bemerkenswerthesten ist das Verhalten der einzelnen Eier. So wie die noch jugendlichen Eizellen im Eierstock, sind auch die älteren, die unmittelbar vor dem Stadium der Richtungskörperbildung zu stehen scheinen, einfache, nackte Zellen ohne Follikel und Testazellen, und daher erhält der ganze Eierstock ein sehr eigenartiges Aussehen. Diese entwickelten Eizellen sind nahezu kugelförmig und besitzen ein grosses, excentrisch gelegenes Keimbläschen (Textfig. 147 *B*). Ihr Protoplasma enthält zahlreiche gelbliche Dotterkörperchen, die durchaus mit den Dotterelementen übereinstimmen, die sich in grosser Zahl in der primären Leibeshöhle des Postabdomens, überall in der Nachbarschaft des Ovariums finden. Die Herkunft dieser Gebilde wird weiter unten noch eingehender erörtert werden müssen. An der Peripherie des Eies dürfte wahrscheinlich eine homogene Dottermembran liegen, die aber von Ritter nicht besonders erwähnt wird.

Fig. 147.



A = amöboides Eierstockei von *Synoicum irregulare*.
B = älteres Ei aus dem Eierstock, vor Ausstossung der Richtungskörper.
(Nach Ritter). $\frac{360}{1}$.
k = Keimbläschen; *nx* = vom Ei aufgenommene Nährzellen resp. deren Kerne.

Von diesem einfachsten Typus eines Ascidieneies unterscheiden sich alle andern bisher genauer untersuchten Eier sehr auffallend, und der Unterschied ist ein so grosser, dass — solange keine Zwischenformen bekannt sind — einige Zweifel darüber bestehen können, ob Ritter's Angaben überhaupt zu Recht bestehen. Auch am Appendicularienei (p. 130) wurde lange Zeit das Follikelepithel, das in alten Eiern allerdings zu einer dünnen, homogenen Membran sich verwandeln kann, vollständig übersehen, obwohl vorzügliche Beobachter frisches und gut conservirtes Material untersucht hatten. Ritter scheint dagegen nur beschränktes Material zur Verfügung gestanden zu haben, und ich halte es daher nicht für ganz unwahrscheinlich, dass die Eierstöcke der von ihm untersuchten Thiere nicht mehr vollkommen normale Verhältnisse aufwiesen. Doch möchte ich meine Bedenken nur als Vermuthungen aussprechen, für die ich gewichtigere Gründe nicht vorzubringen vermag.

Abgesehen von *Synoicum irregulare* sind die Eizellen aller anderen Ascidien an der Aussenseite von einem Follikelepithel umhüllt. Die Eier, die den Eierstock bereits verlassen haben und in den Oviduct, den Peribranchialraum oder nach aussen gelangt sind, scheinen ausnahmslos nur noch von einem einschichtigen Follikel umgeben zu sein, während auf jüngeren Stadien, wie weiter unten ausgeführt ist, in der Regel zwei Follikellagen vorhanden sind. Der Follikel der reifenden und reifen Eier

entspricht der Innenschicht des sog. secundären Follikels, während dessen äussere Schicht rückgebildet wird, beziehungsweise im Eierstock zurückbleibt. Das Follikelepithel der reifen Eier erweist sich recht verschieden gestaltet. Im einfachsten Fall stellt es eine sehr dünne Schicht dar, die aus flachen, häufig ganz platten Zellen besteht. Diese sind oft nur in der Mitte, in der unmittelbaren Nachbarschaft des Zellkerns, etwas verdickt und zeigen sich bei geeigneten Tinctionen als polygonale, meist fünf- oder sechseckige Scheiben. Zuweilen flacht sich der Follikel, wie ich es z. B. an manchen Stellen der *Clavelina*-Eier angetroffen habe, zu einer feinen Membran ab, in der nur noch an vereinzelten Stellen die ursprünglichen Follikelkerne nachweisbar sind. Andererseits kann sich aber auch das Follikelepithel mehr oder minder stark verdicken, indem die einzelnen Zellen zunächst linsenförmig (Textfig. 148 *B*), cubisch, prismatisch und endlich sogar zu sehr hohen Pyramiden werden, deren Hauptaxe den Radius der Eizelle an Länge sogar übertrifft und dem Durchmesser nahekommt. Am bekanntesten ist diese Umbildung der Follikelzellen bei *Ciona intestinalis*, bei der diese Elemente unter dem Namen Schaum- oder Papillenzellen (cellules spumeuses oder cellules papillaires Fol's) beschrieben worden sind (Textfig. 148 *A*; Fig. 11, Taf. XXVII). In der That erheben sich hier die einzelnen Follikelzellen zu ansehnlichen Papillen, die von grossen wasserhellen Vacuolen so reich durchsetzt sind, dass das Protoplasma im optischen Durchschnitt wie ein sehr weitmaschiges Netzwerk erscheint. Nur in der Umgebung des Kerns und an dem zugespitzten äusseren Zellende erhalten sich gewöhnlich dichtere Ansammlungen der protoplasmatischen Substanz. Derartige Papillen beobachtete bereits Krohn (1852) bei *Phallusia mammillata*, hielt aber jede Follikelzelle für eine Gruppe kernloser Elemente. In Wirklichkeit aber kommt jeder Schaumzelle ein Kern zu, der auf jüngeren Stadien der Eientwickelung sehr leicht nachweisbar ist, im reifen Ei jedoch häufig bereits eine bedeutende Veränderung erfahren hat, die Floderus (1896) als eine Degenerationserscheinung auffasst. In gleicher Weise, aber vielleicht kaum mit Recht, deutet er auch die Umbildung der Follikelzellen selbst zu Papillen als Degenerationsprocess. Die Follikelkerne sind oft schon in älteren Ovarialeiern stark lichtbrechende, fettglänzende, sphärische Körper, die durch Eosin schwach gefärbt werden, und zwar erscheinen sie dann entweder homogen oder aus mehreren eosinophilen Körnchen zusammengesetzt. Im lebenden *Ciona*-Ei fand sie Kupffer gelb gefärbt, und das gleiche sah ich in Alkohol-Exemplaren, während Kowalevsky und Floderus die Follikelkerne stets farblos antrafen. Häufig fehlt den Follikelzellkernen der reifen Ascidieneier eine Kernmembran vollkommen, und die einheitliche oder in mehrere Körnchen aufgelöste Chromatinsubstanz liegt frei im Plasma.

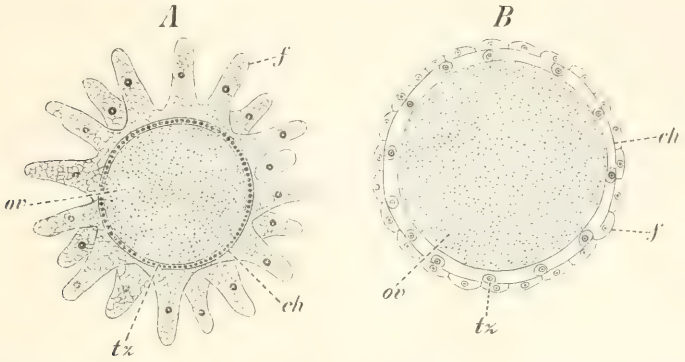
Leider sind die bisher vorliegenden Angaben nur so spärlich, dass sich nicht genau übersehen lässt, wo überall solche Papillenbildungen

des Follikels vorkommen. Sicher ist es, dass sie sich nur dort finden, wo die Eier vom Thier ausgestossen werden und ihre ersten Entwickelungsvorgänge freischwebend im Wasser durchlaufen; aber es ist durchaus nicht zutreffend, dass, wie man angenommen hat, alle pelagisch lebenden Ascidieneier Papillenzellen ausbilden. Dass solche Papillen in hohem Masse geeignet sind, die Eier im Wasser schwebend zu erhalten, bedarf keiner weiteren Begründung. Allerdings verharren die in den Zimmeraquarien abgelegten *Ciona*-Eier nur sehr kurze Zeit freischwimmend im Wasser; bald fallen sie auf den Boden des Gefässes und bleiben dort liegen, bis die Entwickelung zur geschwänzten Larve vollendet ist. Im bewegten Wasser des freien Meeres scheinen aber die durch die Papillarzellen bedingten grösseren Reibungswiderstände hinzureichen, um ein Niedersinken auf den Meeresboden auszuschliessen. Aehnliche Erscheinungen trifft man auch in anderen Thierklassen an, und ich möchte nur daran erinnern, dass auch die *Amphioxus*-Eier in den Glasgefässen regelmässig zu Boden sinken, während sie im Pantano bei Messina gleich nach ihrer Ablage und auch später, wenn sie sich während der ersten Nacht furchen, stets pelagisch flottirend angetroffen werden. Mit Sicherheit nachgewiesen sind typische Papillenzellen meines Wissens nur bei *Ciona* und etwas kleinere bei *Phallusia*; wahrscheinlich dürften sie sich aber auch bei einigen *Ascidia* und *Ascidiella* (?) finden.

Bei vielen anderen Ascidiiden erreichen die Follikelzellen nicht die vollendete Papillenform wie bei *Ciona*. Bei *Ascidiella venosa* verschmälern sich die äusseren Enden der Follikelzellen nur wenig und erreichen nur $^1/_6$—$^1/_8$ des Eidurchmessers. Die Vacuolen des Plasmas sollen nach Floderus mit Luft (?) oder vielleicht mit Flüssigkeit erfüllt sein. Wäre das erstere der Fall, so liessen sich die Follikelzellen etwa mit Gasdrüsenzellen vergleichen, die in ihrem Inneren Gasblasen abscheiden, und diese dürften vielleicht mit der im Wasser suspendirten Luft nicht identisch sein. Bei *Ascidia mentula* liegen die Follikelzellen inniger aneinandergefügt, denn sie sind prismatisch oder mehr cylindrisch gestaltet und berühren sich mit breiten Flächen; ihre Höhe beträgt etwa ein Drittel der Eiradius, und ihr Plasma erscheint als feines Netzwerk. Bei *Styela rustica* sind die Zellen des Follikels ziemlich gross und halbkugelähnlich geformt, und viele, vielleicht die meisten anderen Ascidieneier zeigen ebenfalls ansehnlich hohe Follikelzellen, wenn sie ausserhalb des mütterlichen Körpers sich entwickeln. Andererseits sind die reifen Eier der Molguliden in der Regel von einem flacheren Follikelepithel umgeben; die einzelnen Zellen springen nur etwa uhrglasförmig vor und sind zumeist frei von Vacuolen (vgl. Textfig. 148 *B*). Es scheint, dass sich in dieser Beziehung alle *Molgula* ziemlich übereinstimmend verhalten, sowohl diejenigen, deren Eier sich in Bruträumen des Elternthiers entwickeln (*Molgula nana*), als auch die, welche die Eier nach aussen ablegen und entweder durch Metamorphose, oder ohne freischwimmende geschwänzte Larve (*M. macrosiphonica*) sich entwickeln.

Die Ascidieneier, die ihre Entwickelung innerhalb des Mutterkörpers durchlaufen, werden meist von einem flachen Follikel umhüllt; wenigstens

Fig. 148.



A = reifes Ei aus dem Eileiter einer *Ciona intestinalis* $^{144}/_{1}$; *B* = halbschematische Darstellung eines reifen Eies der *Molgula nana*, circa $^{120}/_{1}$; *ch* = Chorionmembran; *f* = Follikelepithel, vorher inneres Follikelepithel des sog. secundären Follikels, während der Embryonalentwickelung persistirend; *ov* = Eizelle; *tz* = Testazellen.

lässt sich das an den älteren Eiern feststellen, die den Eierstock verlassen haben und bereits entweder in den Peribranchialräumen und deren Ausstülpungen, oder im gemeinsamen Cellulosemantel der Colonie liegen. Längere Zeit nach dem Austritt aus dem Ovarium erscheint allerdings zuweilen der Follikel der in den Peribranchialräumen sich entwickelnden Eier mehr oder minder erheblich verändert und an manchen Stellen beträchtlich verdickt. Diese Umbildungen des Follikelepithels hängen damit zusammen, dass der Embryo sich an den Wänden der zu Bruträumen werdenden Körperhöhlen befestigt. Im dritten Abschnitt sind weiter unten (p. 733 u. fg.) diese Verhältnisse näher erörtert.

An ihrer inneren Seite sondern die Follikelzellen eine Basalmembran ab, die als Chorionmembran zu bezeichnen ist (Floderus), irrthümlicher Weise aber häufig Dotter- oder Eimembran genannt wurde, als ob sie vom Eiplasma und nicht vom Follikel abgeschieden worden wäre. Diese Verwechselung erklärt sich daraus, dass die Chorionmembran des Ascidieneies, soviel ich sehe, stets sehr fein und homogen structurlos erscheint. Nur zuweilen fand ich in ihr bei *Ciona* flache, linsenförmige Verdickungen, die an ganz stark abgeflachte Kerne eines Plattenepithels erinnern, obwohl sie als solche kaum zu deuten sein dürften. Vielleicht in den meisten Ascidieneiern bildet sich diese Membran sehr frühzeitig im Eierstocksei an der Basis des secundären Follikels, bevor noch dieser in eine innere und äussere Schicht sich gespalten hat; ja in manchen Fällen (*Styela rustica*) ist sie bereits am primären Follikel vor Auswanderung der Testazellen deutlich nachweisbar.

Zwischen dem Chorion und der in Reifung begriffenen oder bereits reifen Eizelle liegen die Testazellen. Sie haben ihren Namen erhalten.

weil sie, wie man irrthümlicher Weise annahm, den äusseren Cellulosemantel oder die Testa der Ascidie bilden sollten. In den Eiern, die den Eierstock bereits verlassen haben, sah ich die Testazellen immer in einer Schicht angeordnet, aber es mag da und dort vorkommen, dass die Hülle stellenweise, wie Floderus erwähnt, mehrschichtig erscheint. Bei *Ciona*, *Ascidiella patula* und wahrscheinlich noch manchen andern Ascidien bilden die Testazellen eine continuirliche epitheliale Lage, die schon in älteren Eierstockseiern sehr deutlich erkennbar ist (Fig. 10, Taf. XXVII), und Kowalevsky (1871) vermochte hier auch die Grenzen der etwa cubischen, in die Dotterzellen des Eies leicht vorgebuchteten Testazellen nachzuweisen. Auch im reifen Ei des Eileiters besteht die einschichtige Testazellenlage (Fig. 11, Taf. XXVII, Textfig. 148 *A*), und gelegentlich konnte ich auch hier noch die Zellgrenzen feststellen. Jedenfalls war Kupffer (1870) im Irrthum, wenn er das Ei der *Ciona* von 3—4 Testazellenlagen umhüllt zeichnete. Später scheinen aber stets die Zellkörper der Testazellen mehr oder minder vollständig ineinander zu fliessen, während die Kerne zu den „gelben" oder „grünen Körpern" sich umgestalten. Diese Veränderung der Testazellenkerne vollzieht sich in einer ähnlichen Weise wie bei den Follikelkernen und wird von Floderus ebenfalls als eine Kerndegeneration aufgefasst. Bei *Ciona* treten wahre Kerndegenerationen in den Testazellen nur selten auf, aber die Kerne sind in der Regel nur schwach färbbar und wurden daher von früheren Autoren häufig als solche gar nicht erkannt. An der Aussenseite der Testazellenschicht hat Chabry (1887) eine besondere structurlose, hyaline Membran als „membrane du testa" beschrieben. Ich habe sie ebensowenig wie Floderus aufzufinden vermocht und sehe an dieser Stelle nur die Chorionmembran. Wohl aber fand ich an der Innenseite eine Art Basalmembran (Fig. 11, Taf. XXVII), die ich als Testazellenmembran bezeichnen möchte, und die die Testaschicht scharf vom Eidotter abtrennt. Sie ist verschieden von der Dottermembran, die nach Ausstossung der Richtungskörper das völlig reife Ei umhüllt.

Eine solche Testazellenmembran wird wohl nur in den Eiern sich bilden können, in denen die Testazellen eine vollständige epitheliale Schicht darstellen. Das ist aber in weitaus der Mehrzahl der Ascidieneier nicht der Fall. Schon Kowalevsky (1866 u. 1871) erwähnt, dass bei *Phallusia mammillata* und *Ascidia mentula* die gelben Testazellen viel weniger zahlreich vorhanden sind und zwischen sich sehr frühzeitig eine Gallertschicht ausscheiden, und ähnlich verhalten sich fast alle Synascidien, Socialen, Molguliden u. s. w. In den Testazellen solcher reifen Eier erfahren die Kerne häufig eine weitgehende Rückbildung. Die Kernmembran soll schwinden, die Chromatinsubstanz einen homogenen, stark färbbaren Körper oder mehrere kleinere Körner bilden, die „bei Doppelfärbung mit Safranin-Gentianaviolett von letzterem lebhaft gefärbt werden, bei Färbung mit Hämatoxylin-Eosin aber den rothen Farbstoff begieriger in sich aufnehmen" (Floderus). Die Gallertschicht Kowalevsky's

wurde schon von früheren Beobachtern festgestellt; Krohn (1852) nannte sie „glashelle Schicht", Milne-Edwards „couche gélatineuse" oder „masse subgélatineuse". Sie quillt, nachdem die Eier nach aussen oder in die Peribranchialräume abgestossen worden sind, durch Wasseraufnahme oft sehr beträchtlich auf, verflüssigt sich dabei immer mehr und hebt Follikel und Chorionmembran von dem sich furchenden Eidotter zumeist ziemlich weit ab.

Während die Gallertschicht aufquillt, sondern sich die Testazellen, die häufig noch in ganz alten Ovarialeiern in das Eiplasma vollkommen eingesenkt und eingebettet sein können, von diesem gänzlich ab, und die Eizelle bildet die schon vorhin erwähnte Dottermembran aus. Das Plasma des reifen Eies ist stets mit grösseren oder kleineren Dotterkugeln oder Dotterkörpern dicht erfüllt.

2. Grösse. Wie überall im Thierreich, so sind auch bei den Ascidien die Eier die grössten Zellen des ganzen Körpers. Ein bestimmtes Grössenverhältniss zwischen Eizelle und Gesammtkörper, der Art, dass grössere Individuen oder grössere Species auch grössere Eier produciren, scheint nirgends zu bestehen, und häufig sind die weiblichen Propagationszellen grosser Monascidien beträchtlich kleiner als die ganz kleiner Synascidien. Die absoluten Grössen der Eier schwanken innerhalb nicht sehr weiter Grenzen, jedenfalls sind die Unterschiede nicht entfernt so bedeutend, wie bei den oben (p. 195) behandelten Körpergrössen; und daraus ergiebt sich ohne Weiteres der Schluss, dass die grossen Ascidien durchweg relativ kleinere Eier besitzen, als die kleinen Arten.

Bei diesen letzteren ist die relative Eigrösse manchmal sehr bedeutend. Bei *Didemnum strangulatum* erreicht das Ei die Grösse des gesammten Hodens (Ritter), und ähnlich verhalten sich auch manche Botrylliden (vgl. Fig. 5, Taf. VIII). Bei *Didemnoides macroophorum* übertrifft das reife Ei das Volumen des Hodens um das Vier- bis Fünffache, und sein Durchmesser beträgt mehr als ein Viertel der gesammten Körperlänge des Thieres.

Ich lasse einige Angaben über die Grössen der Eidurchmesser einer Anzahl Ascidien folgen, aus denen eine nicht unbedeutende Grössendifferenz bei ganz nahe verwandten Formen ohne Weiteres zu entnehmen ist. Die kleinsten Eier haben einen Durchmesser von etwa 0,1 mm (*Goodsiria coccinea*), und nicht viel grösser — 0,15—0,16 mm — sind die Eier sehr zahlreicher einfachen und zusammengesetzten Ascidien (*Molgula pulchra, Colella pedunculata, Boltenia georgiana, Polyzoa lennoxensis*). Am verbreitetsten vielleicht sind Eier, die mit dem Follikel $^1/_4$ mm oder nur wenig mehr, etwa 0,27—0,28 mm, im Durchmesser betragen (*Clavelina, Molgula nana, Ciona intestinalis*); 0,3 mm messen die von *Cynthia Paessleri, Molgula pyriformis, Diplosoma Listeri*. Noch grösser (0,35 mm) werden die Eier von *Polyzoa gordiana, P. pictonis*, 0,4 mm die von *Styelopsis grossularia*. Etwa $^1/_2$ mm im Durchmesser misst das Ei der *Distaplia*

magnilarva, und noch etwas mehr (0,57 mm) das der *Dendrodoa subpedunculata*. Das Ei des *Hypobythius calycodes* soll nach Moseley die bedeutende Grösse von 1,5 mm erreichen.

3. Individuelle Unterschiede. Geringere Unterschiede in der Grösse und Färbung der Eier einer Ascidienart oder sogar auch der Eier eines Thieres treten häufiger auf. Selten sind sie aber so auffallend, wie sie Lahille (1890) bei *Diplosomoides (Leptoclinum) Lacazei* angetroffen hat. Hier finden sich grosse, dotterreiche und bedeutend kleinere, dotterarme Eier, und entsprechend diesen Unterschieden sind auch die Embryonen und Larven von zweierlei Grösse. Aus den von Lahille gegebenen Abbildungen lässt sich entnehmen, dass eine bereits festsitzende Larve, die sich aus einem kleinen Ei gebildet hatte, kaum zwei Drittel des Volumens des Rumpfabschnittes einer noch freischwimmenden Larve besass, die aus einem grossen Ei stammte. Dabei ist zu beachten, dass die Grösse des Rumpfes nach der Festsetzung normaler Weise sofort zunimmt. Auch bei *Clavelina lepadiformis* fand ich hellere kleinere und dotterreichere grössere und gelblich gefärbte Eier. Aehnliche Verschiedenheiten sah auch Van Beneden bei *Clavelina Rissoana*.

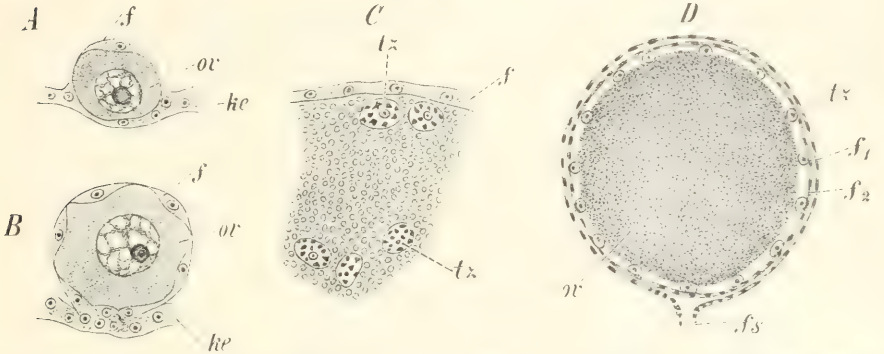
b. Die Eibildung (Entstehung der Oocytenzelle mit ihren Hüllen).

Kein Vorgang in der gesammten Entwickelungsgeschichte der Tunicaten ist so häufig untersucht worden, wie die Bildung des Ascidieneies und seiner Hüllen, und auch die neueren Autoren weichen in wesentlichen Puncten so weit voneinander ab, dass ihre Angaben durchaus unvereinbar sind und sich nur durch Beobachtungsfehler auf der einen oder andern Seite erklären lassen. Immerhin glaube ich doch, dass es jetzt bereits möglich ist, aus dem Wust widersprechender Angaben das Zutreffende herauszulesen. Ich beabsichtige, in diesem Abschnitt nur die Entwickelung des reifen Eierstockeies aus dem indifferenten Keimepithel des Ovariums zu schildern. Die Entstehung des jungen Ovariums selbst soll erst in dem siebenten Abschnitt, der die Organogenie in der jungen Ascidie behandelt, besprochen werden.

1. Primärfollikel und Eizelle. Schon auf sehr frühen Stadien der Eierstockbildung treten zwischen den indifferenten Zellen des Keimepithels die jungen Eizellen hervor. Sie unterscheiden sich durch ihren hellen, bläschenförmigen Kern, der einen grossen Nucleolus führt, von den Nachbarzellen. Während diese immer wieder gelegentlich zu Theilungen sich vorbereiten, verharrt der Kern der jungen Eizellen als Keimbläschen, von einer deutlichen Kernmembran scharf umgrenzt, auf dem Ruhestadium, bis die Richtungskörperbildung eintritt (Fig. 1—5, Taf. XXVII). In ganz jungen Eierstöcken ist die Zahl der Eizellen nur sehr gering, je mehr aber das Keimepithel sich ausdehnt, um so mehr Kerne verwandeln sich zu Keimbläschen und verlieren zunächst ihre Theilungsfähigkeit. Dagegen wachsen die Keimbläschen und die sie umgebenden Zellkörper

sehr rasch und übertreffen bald die andern Zellen des Keimstocks um ein Mehrfaches an Volumen. Dieses mächtige Wachsthum der jungen Eizellen geschieht zum Theil auf Kosten der nächstbenachbarten Zellen, die stets an Grösse weit zurückbleiben und jene in einer für die verschiedenen Arten characteristischen Weise umgeben, indem sie zu Follikelzellen werden. Anfänglich kann die junge Eizelle noch vollständig in der Wand des Ovariums eingebettet sein, wenn sie damit beginnt, sich mit einem Follikelepithel zu umkleiden (Fig. 5. Taf. XXVII), später aber erhebt sie sich stets über die Oberfläche der Ovarialwand, indem sie mehr oder minder weit buckelförmig in die umgebende primäre Leibeshöhle vor-

Fig. 149.



Eireifung der *Clavelina lepadiformis*. *A* = Junges Ei im Keimepithel, circa $^{400}/_{1}$. *B* = Etwas älteres Stadium, Ei vom Primärfollikel umhüllt, circa $^{400}/_{1}$. *C* = Stück aus einem älteren Ei mit centralwärts gewanderten Testazellen, circa $^{600}/_{1}$. *D* = Halbschematische Darstellung des ältesten Eierstockeies unmittelbar vor dessen Austritt in den Oviduct, circa $^{110}/_{1}$. *f* = Primärfollikel und Secundärfollikel nach Auswanderung der Testazellen; f_1 = Aussenfollikel; f_2 = persistirender Innenfollikel; *fs* = Follikelstiel; *ke* = Keimepithel; *ov* = Eizelle; *tz* = Testazellen.

springt, um füglich vollständig in diese hineinzutreten und nur durch den Follikelstiel mit dem Keimepithel verbunden zu bleiben (Textfig. 149).

Nur auf sehr jugendlichen Stadien der Eibildung stellt der Follikel eine noch unvollständige Hülle dar, die aus vereinzelten Follikelzellen besteht. Hat die Eizelle eine nur etwas bedeutendere Grösse erreicht, so sind auch die Follikelzellen*) bereits verhältnissmässig zahlreich genug aufgetreten, um eine vollkommene, zusammenhängende, einschichtige Lage bilden zu können. Absolut betrachtet, ist auch dann häufig noch die Follikelzellenzahl recht gering, denn man wird zuweilen ein Ei bereits von kaum einem Dutzend Follikelelementen allseitig umschlossen finden.

*) Die Zellnatur der Follikelelemente ist jetzt allgemein anerkannt und wurde auch früher nur ganz vereinzelt von wenigen Beobachtern geleugnet oder nicht erkannt. So fand z. B. Lacaze-Duthiers (1874) bei *Molgula* um die ganz jungen Eier nur kernlose „petits corpuscules" zu einer geschlossenen Schicht angeordnet. Erst im weiteren Verlauf der Eientwickelung sollten in diesen Körperchen deutliche Kerne auftreten, womit der Formwerth von Zellen erreicht sei.

Welche der dichtbenachbarten Zellen des Keimepithels zu Eizellen, welche zu Follikelzellen werden, lässt sich, solange die Bildung des Keimbläschens noch nicht begonnen hat, nicht erkennen. Dass lediglich der Zufall entscheidet, ist kaum anzunehmen; viel näher liegt es, daran zu denken, dass immer nur die am besten ausgestattete Zelle einer Gruppe, gleichsam im Kampf ums Dasein mit den Nachbarzellen obsiegend, in die Entwickelung zum Ei eintritt, während die andern neben ihr ausser Stande sind, eine fortschreitende Entwickelung zu durchlaufen, und lediglich zu Follikelelementen sich umformen können.

Nach Julin (1893), der sich eingehend mit der Entwickelung der Geschlechtszellen bei *Styelopsis* beschäftigt hat, würde bei dieser Ascidie eine ganz bestimmte Beziehung zwischen den zu Eizellen und den zu primären Follikelzellen werdenden Elementen des Keimepithels bestehen. Je eine Gruppe von 4 Zellen würde hier einen primären Eierstocksfollikel (jeune follicule ovarien) bilden, in welchem eine centrale Eizelle, oder besser junge Ovocytenzelle (ovogonie) und nur 3 primäre Follikelzellen (cellules folliculeuses primordiales) zu unterscheiden sind. Beide Zellarten entstehen, wie oben auseinandergesetzt wurde, durch Differenzirung der noch embryonalen Elemente des Keimepithels, die als „ovules primordiaux" bezeichnet werden. Jede Vierergruppe entsteht nicht direct durch zweimal aufeinanderfolgende Zelltheilungen aus einem „Primordialei", in der Art, dass eine der vier Zellen der Enkelgeneration zur Eizelle, die drei andern zu primären Follikelzellen werden. Obwohl das hin und wieder, wie ich wohl glauben möchte, vorkommen mag, so lässt sich doch aus der p. 703 abgedruckten Tabelle, die Julin für diese ersten Entwickelungsvorgänge gegeben hat, entnehmen, dass nur die Schwesterzelle des Eies ausnahmslos in eine von dessen 3 primären Follikelzellen sich direct verwandelt, während die beiden andern zwar auch auf die gleiche indifferente Urzelle des Keimepithels zurückzuführen sind, aber doch nicht die gleiche Generationsstufe, sondern eine jüngere Zellgeneration darstellen: „parmi les trois cellules folliculeuses primordiales, l'une, est la soeur de l'ovogonie, et les deux autres sont les deux produits de division d'une cellule germinative cousine de l'ovogonie".

Gelegentlich, und zwar bei *Clavelina* gar nicht so selten, finden sich in einer Follikelhülle zwei Eizellen. Diese sind häufig verschiedenen Alters, zuweilen aber auch ganz gleich gross und berühren sich mit breiten, abgeflachten Seiten, während der Follikel selbst immer nur mit einem Stiel der Ovarialwand verbunden ist. Diese zweizelligen Eier erklären sich in sehr einfacher Weise daraus, dass zufällig zwei dicht benachbarte Zellen des Keimepithels keimbläschenartige Kerne entwickeln und von einer gemeinsamen Follikellage umhüllt werden, weil zwischen ihnen keine indifferenten Keimzellen mehr Platz finden, die zu Follikelzellen sich umgestalten könnten. Ich habe in einem Follikel immer nur jüngere Eier in der Zweizahl angetroffen und glaube daher, dass weiterhin in der Regel eine der beiden Zellen eine Rückbildung

wird erfahren müssen, wenn die andere ihre volle Reife und die Befruchtungsfähigkeit erlangen soll.

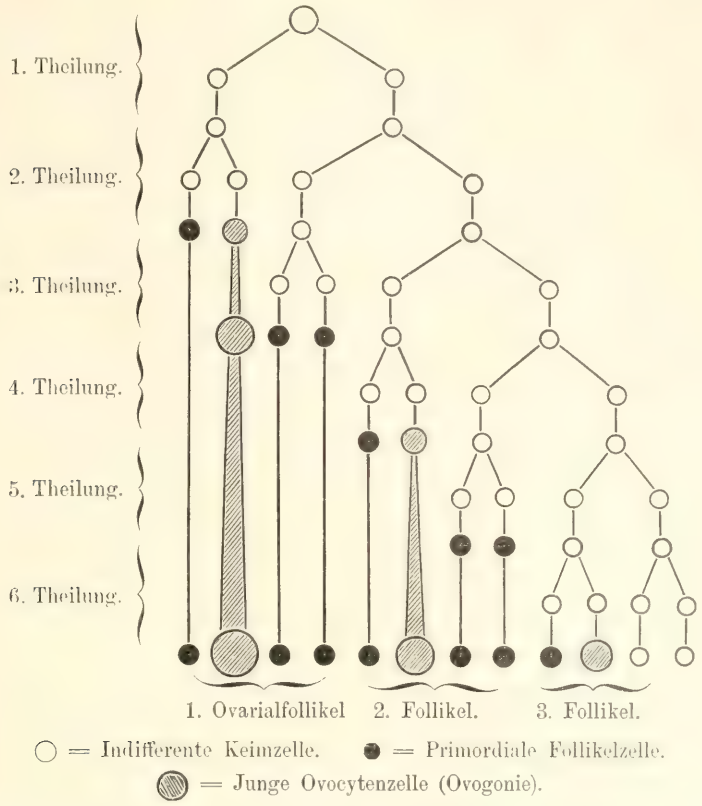


Tabelle über die Bildung der Ovarialfollikel bei *Styelopsis grossularia* Nach Julin.

Häufig scheidet schon der primäre Follikel an seinen beiden Seiten homogene basale Membranen aus. An der Innenseite tritt die Chorionmembran auf, die wir bereits oben (p. 697) im ausgebildeten Ei kennen gelernt haben. Auf den frühen Stadien der Eibildung aber, wenn der primäre Follikel dem Plasma der Eizelle dicht aufliegt, ist es zumeist sehr schwer, zuweilen wohl kaum ausführbar, mit Sicherheit zu entscheiden, ob die betreffende Membran vom Follikelepithel oder als Dottermembran vom Eiplasma abgeschieden worden ist. Kupffer nennt sie bei *Ciona canina* „die von den Follikelzellen gegen den Dotter abgeschiedene Eihaut". Sie bildet sich hier und bei zahlreichen andern Ascidien (z. B. *Styela rustica*) sehr früh, bevor noch die Testazellenbildung begonnen hat, während sie in vielen andern Fällen (z. B. *Ascidia mentula*) erst nach Auswanderung der Testaelemente zur Ausbildung gelangt. Van Beneden und Julin nennen die Membran „enveloppe ovulaire anhyste" oder „membrane anhyste de l'oeuf" und leiten sie, wie Floderus und andere, ganz richtig vom Follikel ab, während sie Morgan

(1890) als ein Product der Eizelle selbst auffasst. In diesem letzteren Fall wäre natürlich die Bezeichnung der Membran als Chorion durchaus unzutreffend.

An der Aussenseite des Follikelepithels wird häufig sehr früh eine Membran (membrane anhyste du follicule Van Beneden's und Julin's) abgeschieden, die lange Zeit persistiren kann und auf späteren Stadien als Basalmembran des äusseren Follikels oder Membrana propria des Follikels (Kupffer) bezeichnet worden ist. Zuweilen (*Clavelina*, *Ciona*) tritt diese Membran bereits auf, wenn erst wenige Follikelzellen vorhanden sind, die noch alle in das Plasma der Eizelle eingesenkt erscheinen, und dann hat es oft ganz den Anschein, als ob die structurlose Membran durchaus dem Ei selbst angehören möchte. In der That ist denn auch mehrfach diese äussere Follikelmembran als eine Eimembran aufgefasst worden (Pizon; membrane vitelline très mince Roule's), innerhalb der „die im Inneren des Eies entstandenen Follikelzellen" auftreten. Sabatier (1883) bezeichnet die Membran als membrane externe amorphe, vergleicht sie, aber irrthümlicherweise, mit dem Chorion, obwohl er sie für eine bindegewebige Hülle hält. Die Möglichkeit, dass in manchen Fällen in der That die den Eierstock umgebenden Mesenchymzellen zu einer feinen, membranartigen Hülle werden, die einzelne Eier und die Ovarialwand mehr oder minder vollkommen umschliesst, ist nicht kurzer Hand abzuweisen, und manche Abbildungen früherer Autoren scheinen eine derartige Annahme sogar nahezulegen. Allgemein verbreitet dürfte aber eine solche Bindegewebshülle gewiss nicht sein, und zumeist wird die äusserste Membran der Ascidieneier ein Product der Follikelzellen sein, das gewöhnlich nach Art einer cuticularen Bildung abgeschieden worden ist und nicht lediglich die äusseren mit einander verbundenen Zellmembranen darstellt.

Die Entstehung des primären Follikels aus indifferenten Zellen des Keimepithels ist gegenwärtig allgemein anerkannt, und sie wurde besonders von Van Beneden und Julin nachdrücklich vertreten. Seeliger (1882) hatte das Ovarialepithel und die umliegenden Mesenchymzellen nicht scharf abzugrenzen vermocht und daher von diesen auch die Follikelzellen abgeleitet. Eine Reihe anderer Forscher liess dagegen den Follikel aus der Eizelle selbst entstehen; es sind das dieselben Beobachter (Fol, Sabatier, Roule), die auch den Testaelementen einen intraovulären Ursprung zuschreiben. Im Gegensatz zu diesen letzteren sind nach Fol (1877, 1883) die Follikelzellen echte Zellen, an deren Bildung sich das Keimbläschen des Eies betheiligt, während Roule die gleiche Auffassung nicht nur für die Follikelzellen, sondern auch für die Testazellen vertritt, deren Kerne er ebenfalls auf ausgewanderte Theilstücke des Keimbläschens zurückführt. Sabatier (1883, 1884) dagegen lässt die Follikelzellen zwar intraovulär, aber ohne jede Antheilnahme des Keimbläschens auftreten, also ganz nach Art einer freien Kern- und Zellbildung; und in genau der gleichen Weise sollen sich auch die Testazellen bilden.

Es ist bereits oben (p. 633) darauf hingewiesen worden, dass von Van Beneden und Julin und anderen besonderer Nachdruck darauf gelegt wurde, dass die Eier an zwei seitlichen Streifen des Ovariums sich bilden. Wenn das wohl zweifellos auch in mehreren Fällen geschieht (z. B. *Ciona intestinalis* nach Floderus, *Styelopsis* nach Julin, *Clavelina Rissoana* nach Van Beneden und Julin), so ist das doch durchaus kein allgemein gültiges Verhalten bei allen Ascidien. Bei *Distaplia occidentalis* (Ritter), *Fragaroides* (Maurice) und vielen andern besteht nur ein Keimstreifen im jungen Ovarium sowohl wie im alten, und in diesem letzteren kann stellenweise eine Bilateralität vorgetäuscht werden. Zuweilen beobachtet man in älteren Eierstöcken zwei durch ein flacheres Epithel ziemlich scharf gesonderte streifenförmige Keimzonen (*Styela rustica, St. montereyensis*), während in jungen Stadien nur ein Keimstreifen vorhanden ist (z. B. in jedem der 4 Ovarien von *St. montereyensis* nach Bancroft). Bei *Clavelina lepadiformis* sind weder im embryonalen, noch im ausgebildeten Eierstock paarige Keimstreifen nachzuweisen, sondern die Eier entstehen da und dort an verschiedenen Stellen der Ovarialwand, und ebenso verhalten sich zahlreiche Monascidien. Ein solches Vorkommen beobachtet man in verschiedenen Ascidienfamilien, gleichgültig, ob zahlreiche Polycarps (*Polycarpa pomaria*), oder nur zwei (*Molgula*, Textfig. 139, p. 645), oder auch nur ein Eierstock (*Ascidiella scabroides*) vorhanden sind.

Diese Thatsachen sind jedenfalls lehrreich für die Beurtheilung der Fälle, in denen paarige Keimstreifen im Ovarium nachgewiesen werden konnten, und namentlich das Verhalten der *Ascidiella* (*Phallusia*) *scabroides* erscheint bemerkenswerth, da hier der Eierstock sehr frühzeitig zahlreiche Lappen bildet, die durch flaches Epithel ziemlich scharf voneinander getrennt sind, während das dickere Keimepithel in mehreren, allerdings nicht in allen Lappenausstülpungen zwei mehr oder minder scharf gesonderte Streifen darstellt.

Van Beneden und Julin, und auch Floderus ist ihnen gefolgt, sind nun der Ansicht, dass jeder der beiden Keimstreifen im unpaarigen Ovarium der *Clavelina* oder *Perophora* einem ganzen Ovarium der Vertebraten entspreche, und dass demnach die Ovarial- und Oviducthöhle der Ascidien der Peritonealhöhle der Vertebraten zu vergleichen sei, also einem Theil nicht nur der rechten oder linken, sondern der gesammten enterocölen Leibeshöhle: „il y a non seulement une remarquable analogie, mais une identité complète en cequi concerne les dispositions anatomiques et les processus évolutifs entre les Tuniciers et les Vertébrés.“ So wie jeder Keimstreifen im Eierstock der Ascidien einem completen Ovarium der Wirbelthiere homolog sei, entspreche das die Keimepithelien verbindende Plattenepithel der ersteren dem Peritonealepithel der letzteren. Ich habe eine derartige Anschauungsweise schon früher als unzutreffend verworfen und glaube, dass die oben mitgetheilten Thatsachen das zur Genüge rechtfertigen. Denn zwei getrennte Keimstreifen finden sich gelegentlich

auch da, wo paarige Ovarien vorhanden sind, eines (*Styela rustica*) oder zwei (*St. monterevensis*) jederseits. Ist in der That ein jeder Keimstreifen auf ein ursprünglich selbstständiges Ovarium der rechten oder linken Körperseite zurückführbar, so müsste in jedem Eierstock jener *Styela* das Homologon des rechten plus linken Vertebratenovariums vorhanden sein. Das Widersinnige einer solchen Schlussfolgerung liegt auf der Hand.

2. Der secundäre Follikel und die Testazellen. Dadurch, dass einzelne Zellen aus dem Epithelverband des primären Follikels austreten und zu Testazellen werden, verwandelt sich dieser zum Secundärfollikel (épithélium folliculaire secondaire Van Beneden's und Julin's); da aber eine bemerkenswerthere histologische Veränderung im Follikel dabei nicht erfolgt, möchte es vielleicht als überflüssig erscheinen, eine neue Bezeichnung einzuführen und überhaupt ein primäres und secundäres Follikelepithel zu unterscheiden. Dazu kommt ferner der Umstand, dass die Bildung der Testazellen selbst in den verschiedenen Eiern eines Thieres nicht immer auf genau dem gleichen Stadium der Ausbildung der Eizelle einsetzt und häufig sehr lange Zeit währt, so dass der Gegensatz zwischen primärem und secundärem Follikel dadurch verwischt wird und es sich kaum feststellen lässt, von welchem Zeitpunct an man den ersteren als geschwunden, den letzteren als bereits entstanden anzusehen hat.

Die Entstehung und Bedeutung der Testazellen darf wohl als die vielerörtertste und meistumstrittenste Detailfrage in der Entwickelungsgeschichte der Geschlechtszellen der Ascidien bezeichnet werden, und es liesse sich kaum ein Bildungsmodus ausdenken, der nicht bereits als thatsächlich vorhanden von früheren Autoren beschrieben worden wäre. Obwohl Kowalevsky schon 1866 die wahren Vorgänge im Wesentlichen zutreffend erkannt hatte, haben doch zahlreiche spätere Beobachter ganz irrthümliche Darstellungen gegeben.

Eine von diesen geht auf Kupffer (1870, 1872) zurück und gipfelt darin, dass die Testazellen innerhalb des Eies, und zwar durch „freie Zellbildung" im Zellplasma entstehen sollten. Lange Zeit galt vielen diese Ansicht als die einzig richtige, wenngleich die Einzelheiten der Zellbildung von diesem oder jenem Forscher in etwas verschiedener Weise aufgefasst wurden. Einen intraovulären Ursprung der Testazellen behaupteten ausser Kupffer noch Metschnikoff (1872), Fol (1883), Sabatier (1884), Roule (1884, 1885), Maurice und Schulgin (1884), Davidoff (1887, 1889) und Pizon (1893), aber über den morphologischen Werth der sog. Testazellen weichen ihre Ansichten voneinander ab. Die einen fassen die Testaelemente mit Kupffer als echte kernhaltige Zellen auf, die entweder auf dem Wege freier Zell- und Kernbildung ganz unabhängig von dem Keimbläschen entstanden sind (Davidoff, 1887, Sabatier, Pizon) oder ihre Kerne in dieser oder jener Weise aus Theilstücken des Keimbläschens der Eizelle erhalten (Roule, Davidoff, 1889). Wenn ich hier diesen Beobachtern die Auffassung zu-

schreibe, dass die Testaelemente echte, kernhaltige Zellen sind, so bedarf dies doch bis zu einem gewissen Grade einer Einschränkung oder doch einer Erläuterung. Zuweilen lassen nämlich die Beschreibungen den Leser darüber im Zweifel, welche Ansicht der Autor über den Formwerth der Testazellen hat. Zum Theil drückt sich das schon in der Namengebung dieser Elemente aus. So bezeichnet sie Sabatier zumeist als „globules celluloides", häufig aber auch als „cellules granuleuses", während sie Pizon „cellules de rebut" nennt und wohl sicher als echte Zellen auch auffasst. Wenn man bedenkt, wie weit vorgeschritten unsere Kenntnisse über die Bildung und Theilung der Zellen und Zellkerne bereits vor 10 Jahren waren, wird man Pizon's Ansichten sicher sehr auffallend finden müssen.

Consequenter scheinen mir diejenigen zu verfahren (Fol), die die Zellnatur der Testaelemente in Abrede stellen, wenn bei einem intraovulären Ursprung eine Betheiligung des Keimbläschens nicht nachgewiesen werden konnte; denn eine freie Kernbildung im Plasma einer Zelle kommt in Wirklichkeit nicht vor. So leugnet denn auch Metschnikoff (1872) das Vorhandensein von echten Zellkernen in den amöboid beweglichen „Tunicaelementen" und erkennt in ihnen nur Vacuolen und körnige Einschlüsse. Am weitesten aber gingen Semper (1875) und Playfair MacMurrich (1882). Semper bezeichnet die Testazellen als „Testatropfen", welche im lebenden, natürlichen Zustand erst verhältnissmässig spät aufträten, bei *Clavelina* z. B. erst während der Furchung, nachdem das Ei das Ovarium verlassen hätte und bereits längere Zeit der Einwirkung des Seewassers ausgesetzt gewesen sei. Durch verschiedene Agentien, verdünnte Säuren, Süss- oder auch selbst Seewasser, gelinge es, diese eiweissartigen, amöboiden Dottermassen künstlich aus dem Ei herauszupressen. In ähnlicher Weise glaubt MacMurrich, dass die Testazellen bei Einwirkung von Essig- oder Pikrinsäure oder auch von Meerwasser auf den Eidotter in diesem sich bilden.

Die wahren Vorgänge, die bei der Testazellenbildung sich abspielen, hat zuerst Kowalevsky erkannt. Bereits in seiner ersten Untersuchung (1866) leitet er die „gelben Zellen" oder „gelben Körperchen" des Ascidieneies vom Follikelepithel ab, und später (1871) begründet er ausführlicher diese Ansicht, indem er Kupffer's Deutungen als unzutreffend zurückweist. Stepanoff (1869), Ganin (1870), Ussow (1875), Giard (1881), Seeliger (1882), besonders aber Van Beneden und Julin (1886) und später Maurice (1888), Morgan (1890), Julin (1893), Floderus (1896), Bancroft (1899) u. s. w. schlossen sich Kowalevsky im Wesentlichen an, wenngleich sie in Einzelheiten von diesem und auch untereinander etwas abweichen. Ganin bezeichnet die Testazellenschicht als „grüne Zellschicht", Giard nennt sie „cellules de la granulosa". Salensky hat für die Testazellen den Namen „Kalymmocyten" eingeführt; obwohl er diese Elemente bei den Ascidien für ausgewanderte Follikelzellen hält, glaubt er ihnen doch — im Gegensatz zu allen neueren Autoren

und in Uebereinstimmung mit den älteren Angaben — einen wesentlichen Antheil bei der Bildung des Cellulosemantels zuschreiben zu müssen.

Die Bildung der Testazellen beginnt ziemlich früh, bald nachdem die Eizelle eine vollständige Follikelhülle erhalten hat, zuweilen auch etwas später, wenn im Ei die eigentlichen Dotterschollen aufgetreten sind, und es scheint, dass in den meisten Fällen an der gesammten Oberfläche ziemlich gleichzeitig die Einwanderung der Testaelemente erfolgt. Zuweilen findet man allerdings junge Eier, die erst wenige Testazellen, und zwar nur auf einer Seite erkennen lassen (vgl. Textfig. 135, p. 632); doch ist es mir fraglich, ob es sich hierbei nicht nur um ein zufälliges Voraneilen der Entwickelung eines Eitheils handelt. Freilich erscheinen in diesen Fällen zumeist die ersten Testazellen an der frei über das Keimepithel sich erhebenden Fläche, gegenüber dem Follikelstiel. Unmittelbar nach dem Eintritt in das Eiplasma zeigen die Testazellen noch eine hohe Uebereinstimmung mit den Follikelzellen, und die Unterschiede beschränken sich darauf, dass diese letzteren einen Epithelverband bilden, während die ersteren zunächst isolirt bleiben und im Eidotter amöboide Bewegungen ausführen können (vgl. Fig. 6 u. 7, Taf. XXVII). Daher erscheinen die Testazellen in conservirten Eiern in sehr wechselnden Formen.

Ich habe bereits früher (1882) die Ansicht vertreten, dass auch Mesenchymzellen, die den Eierstock umgeben, zu Testazellen sich umgestalten können. Wenn ich auch nunmehr die Einzelheiten meiner damaligen Beschreibung nicht durchweg aufrecht erhalten kann, so habe ich mich doch auch neuerdings wieder davon überzeugt, dass meine Behauptung zutreffend war. So wie Mesodermzellen das ektodermale Hautepithel durchwandern können, um zu Elementen des äusseren Cellulosemantels zu werden, durchsetzen sie auch hin und wieder den Follikel und treten in den Eidotter ein, wo sie sich auf frühen Stadien von den aus dem Follikel selbst stammenden Testazellen kaum unterscheiden lassen, und ich nehme daher auch an, dass sie die gleiche Bedeutung haben wie diese.

Die Testazellen finden sich daher nur an der Peripherie des Eies, wo sie allmählich immer zahlreicher sich ansammeln. Ist ihre Zahl verhältnissmässig gross, so liegen sie dicht nebeneinander und bilden eine continuirliche Lage, in der sie, soviel mir bekannt ist, fast immer einschichtig angeordnet sind (Fig. 10 u. 11, Taf. XXVII, Textfig. 148 *A*, p. 697). Nur gelegentlich können, und zwar besonders in jüngeren Eiern, die Testazellen an einer oder der anderen Stelle eine mehrschichtige Hülle bilden (Floderus). Ist ihre Zahl geringer, so bleiben sie voneinander getrennt und liegen zunächst einzeln im Eidotter eingebettet (Textfig. 135), um erst später aus diesem herauszutreten, in der Regel erst dann, wenn während oder unmittelbar nach der Eireifung eine feine Dottermembran

ausgeschieden wird. Diese peripheren Testazellen liegen entweder frei in einer wässerigen Substanz, die in manchen Fällen (*Diplosoma*) reines Seewasser zu sein scheint, oder sie sind in einer gallertartigen Substanz, der sog. Eigallerte, eingeschlossen. Diese Eigallerte hat eine sehr verschiedene Consistenz, je nach der Menge der Eiweisssubstanzen, die sie enthält. Bei *Clavelina* ist sie, wenigstens in reifen Eiern, sehr dünnflüssig; bei *Molgula nana* z. B. beträchtlich eiweissreicher, so dass sie sich stellenweise ganz deutlich färben lässt. Ob aber jemals diese Substanz, die zwischen den aus dem Eidotter bereits herausgetretenen Testazellen sich ausbreitet, eine zäher flüssige Gallerte bildet, ist mir sehr zweifelhaft; ich habe sie wenigstens niemals in einer solchen Beschaffenheit angetroffen. Wo die Eizelle von einer zähen Gallertschicht umgeben ist, stellt diese nicht eine Zwischensubstanz zwischen den Testazellen dar, sondern sie wird gebildet von den aufgequollenen, miteinander verschmolzenen Zellkörpern, die wie eine einheitliche, homogene Schicht erscheinen, während die gelben oder grünen Körper, die in der angeblichen Gallertschicht stecken, die mehr oder minder veränderten Testazellkerne sind. Ueber die Art und Weise der Bildung der wässerigen oder mehr oder minder stark eiweissreichen Substanz, in der die vereinzelten Testazellen liegen, ist wenig bekannt. Kowalevsky (1871) scheint anzunehmen, dass diese „Gallertschicht" stets ganz und gar von den Testazellen ausgeschieden werde, und diese beiden Theile würden sich dann ähnlich zu einander verhalten, wie etwa die Intercellularsubstanz und Zellkörper in einem Bindegewebe. Indessen wird wohl auch mit der Möglichkeit zu rechnen sein, dass die Eizelle selbst sich an der Bildung der eiweisshaltigen, flüssigen oder gallertigen Masse wesentlich betheiligt. Das scheinen auch die älteren Autoren zumeist angenommen zu haben, indem sie diese periphere Schicht ohne Weiteres ganz der Eizelle zurechneten. Schon Milne-Edwards (1842) bezeichnete die ganze Region der Testazellen als „masse subgélatineuse" oder „couche gélatineuse" des Eies, und Krohn (1852) nannte sie die „glashelle Schicht". Auch Kowalevsky hat in seiner ersten Untersuchung (1866) die „Gallertschicht", in der die „gelben Körperchen oder Zellen" ruhen, der Eizelle zugezählt, ohne allerdings über ihre Entstehung sich zu äussern.

Nicht immer liegen alle Testazellen peripher im Ei, sondern zuweilen bemerkt man (*Clavelina*), dass einige Elemente centralwärts wandern und bis in die nächste Nähe des Keimbläschens gelangen können. Das hat manche Beobachter zu der irrthümlichen Deutung veranlasst, dass die Testazellkerne aus dem Keimbläschen sich abspalten (Roule, Davidoff). Im Allgemeinen sind diese central gelegenen Testazellen nur spärlich vorhanden, und vielen Eiern scheinen sie vollkommen zu fehlen; zuweilen aber finden sie sich verhältnissmässig zahlreich. Sie fallen besonders in etwas älteren Eiern auf, wenn sie mit stark färbbaren Körnchen erfüllt sind, die sich scharf von den Dotterkörperchen des Eiplasmas unterscheiden (Textfig. 149 *C*), fehlen aber auch auf jüngeren Stadien

nicht gänzlich. So wie manche der peripheren Testazellen werden auch diese mehr im Eiinneren gelegenen nach und nach vollständig rückgebildet und füglich vom Eiplasma resorbirt, zu dessen Ernährung sie beitragen. Dabei nehmen die Zellen unregelmässige Formen an, bis allmählich ihre Grenzen ganz verschwinden; die Kerne werden aufgelöst, und die chromatophilen Körner verlieren sich zwischen den Dotterschollen. Solche tief in das Eiinnere eingewanderte Testazellen hat auch Floderus beobachtet, aber es scheint, dass er darin bereits die Anzeichen einer bevorstehenden Degeneration des Eies erblickt. So fand er, dass bei vorschreitendem Zerfall des ganzen Eies und besonders des gesammten Eierstockes, nachträglich noch Follikelzellen und vielleicht freie Mesenchymzellen als Leukocyten in das Eiplasma eintreten können.

Die aus dem primären Follikelepithel ausgetretenen Testazellen erfahren während ihres Aufenthalts im Eidotter oft recht auffallende Veränderungen. So wie selbstständigen, individualisirten Zellen kommt ihnen ausser dem Vermögen amöboider Beweglichkeit das der Ernährung, des Wachsthums und der Theilung zu, und so sehen wir in älteren Eiern die Testazellen in Folge der Nahrungsaufnahme herangewachsen und — abgesehen von neuen Einwanderungen — durch Theilung zuweilen vermehrt. Dass in den Testazellen ein reger Stoffwechsel sich vollzieht, beweist ihr rasch sich verändernder histologischer Character. Floderus glaubt, dass sie direct aus dem Ei Dotterkörper aufnehmen, in grösserer Zahl aufspeichern und allmählich chemisch verändern, indem die Körner eosinophil werden (*Styela rustica*). Bei anderen Ascidien konnte allerdings eine directe Aufnahme von Eidotter und Umbildung der Dotterschollen zu chromatophilen Körpern nicht festgestellt werden (*Corella*), und es dürfte wohl zumeist der Fall sein, dass die stark färbbaren Körner, die in älteren Testazellen auftreten, in diesen letzteren sich selbstständig bilden. Zunächst sieht man in den Knotenpuncten des reticulär erscheinenden Plasmakörpers kleine, intensiv färbbare Körner, die sich rasch vergrössern und an Zahl zunehmen (*Clavelina*). Anfänglich bleibt der Kern einer jeden Testazelle leicht nachweisbar (Fig. 8, Taf. XXVII), je grösser und zahlreicher aber die dunklen Körner werden, desto mehr verschwinden hinter diesen die Zellkerne (Fig. 9). Grössere und kleinere, rundliche und verschiedene kantige Körner liegen in einer Testazelle nebeneinander.

Ueber die Bedeutung der Testazellen weichen die Ansichten der verschiedenen Autoren voneinander ab. Milne-Edwards hatte als erster die Ansicht vertreten, dass aus der Testazellenschicht der äussere Cellulosemantel der ausgebildeten Ascidie hervorgehe, und ihm haben sich im Wesentlichen Krohn, Kupffer, Ussow und auch Kowalevsky in seiner ersten Arbeit (1866) angeschlossen. Diese Auffassung war es, die dazu Veranlassung gegeben hat, die die Eizelle umgebenden Elemente als Testazellen (Kupffer) oder als Tunicaelemente (Metschnikoff) zu bezeichnen. Nachdem besonders durch O. Hertwig (1873) der Nach-

weis erbracht worden war, dass die Testazellen nicht zu den Bindegewebszellen des äusseren Cellulosemantels werden, wurde diese ältere Ansicht allgemein verlassen, und gegenwärtig hält wohl nur noch Salensky daran fest, dass der Cellulosemantel ganz oder zum grössten Theil von den „Kalymmocyten" gebildet würde. Uebrigens konnten Salensky's Befunde an der *Distaplia magnilarva* von Caullery (1894) und Bancroft (1899) bei den nächstverwandten *Distaplia rosea* und *D. occidentalis* nicht bestätigt werden.

Semper, dessen eigenartiger Auffassung über die Entstehung der Testazellen bereits oben gedacht ist, vergleicht diese Zellen mit den Polkörperchen gewisser Schneckeneier, eine Ansicht, für die sich kaum eine Begründung geben lässt. Zwar hat auch Davidoff (1889) die Testazellen als „abortive Eier" angesehen, aber es geschah das lediglich in Folge seiner unzutreffenden Beobachtungen über die Entstehung dieser Zellen aus dem Ei, oder besser aus dem Ooblast. Denn das Gebilde, das allgemein als das Ei der Ascidien betrachtet werde, sei in Wirklichkeit ein Ooblast, der erst seinerseits die wahren Eier erzeuge. Diese letzteren hätten aber nur bei den Appendicularien die ursprüngliche und sonst allgemein im Thierreich herrschende Function und Bedeutung behalten, während sie bei den Ascidien zu den Testazellen sich rückbildeten: immer nur ein einziges Ei bilde sich innerhalb eines Follikels aus dem Ooblasten aus. Da, wie wir gesehen haben, die Testazellen in einer ganz anderen Weise entstehen als Davidoff angenommen hatte, fällt auch diese Hypothese über ihre morphologische Bedeutung. Trotzdem haben eine Reihe Beobachter die physiologische Bedeutung der Testazellen in einer ähnlichen Weise beurtheilt, wie die Function rudimentärer Organe. Schon Fol (1883) nahm an, dass bei den Vorfahren der Ascidien die Testazellen eine viel grössere Bedeutung als Schutzorgane besessen hätten, als es jetzt der Fall sei, wo sie nur provisorische, embryonale Schutzhüllen bilden, und ähnlich äussert sich auch Floderus, wenn er sagt: „Ich halte es für wahrscheinlich, dass die Testazellen eine Art von rudimentären Bildungen sind, welche nunmehr eine unbedeutende Rolle spielen, allein einstweilen dürfte man die Frage nach ihrer eigentlichen Function und ihrer richtigen Deutung gewissermassen als eine offene bezeichnen können".

Dass die physiologische Bedeutung der Testazellen gegenwärtig keine besonders wichtige mehr ist, hat sich fast allen neueren Beobachtern ergeben, aber so gering, wie manche (Maurice, Pizon) meinen, scheint sie mir doch nicht zu sein. Ich habe bereits im Jahre 1882 darauf hingewiesen, dass, wie oben schon erwähnt wurde, einzelne Testazellen als Nährmaterial für das Ei verbraucht werden, und das Gleiche hat neuerdings Bancroft (1899) beobachtet. Auch später, während der Eifurchung, werden noch Testazellen resorbirt, und man findet zwischen dem Follikel und dem Embryo zuweilen noch deutlich ihre Reste in einer eiweisshaltigen Flüssigkeit suspendirt (*Molgula nana*). Dass von den Furchungs-

zellen noch Testaelemente direct „gefressen" werden, habe ich nicht feststellen können, und ich möchte glauben, dass diese später nur in desorganisirter, verflüssigter Form als Nährmaterial verbraucht werden. Sicher bleiben aber eine ganze Anzahl Testazellen bei vielen, vielleicht bei allen (?) Ascidienembryonen als deutliche Zellen wohl erhalten, um erst beim Ausschlüpfen der Larve gleichzeitig mit dem gesprengten Follikel abgeworfen zu werden. Zuweilen beobachtet man sie noch an der Aussenseite des Cellulosemantels der Larven längere Zeit festklebend, bis sie endlich abgescheuert werden.

Damit ist übrigens die functionelle Bedeutung der Testazellen nicht erschöpft. Es hat zuerst Salensky (1892) darauf aufmerksam gemacht, dass bei einigen Synascidien (*Fragarium*, *Circinalium*, *Amaroucium*) die im Cloakenraum sich entwickelnden Embryonen durch placentaähnliche Bildungen mit dem Mutterthier verbunden sind (vgl. oben, p. 687). Am Aufbau dieser Placenta betheiligen sich in bemerkenswerther Weise die Testazellen, wenigstens an dem Theil, den Salensky als fötale Placenta bezeichnet. In einem folgenden Abschnitte werde ich darauf noch einmal zurückkommen müssen und dann darauf hinweisen, dass ein Proliferiren der Testazellen an den Stellen, an denen der Follikel die Peribranchial- resp. Cloakenwand oder auch den Follikel eines benachbarten Embryos berührt, nicht nur ausnahmsweise bei den drei von Salensky angeführten Formen, sondern häufiger eintritt, wenngleich die Benennung als Placenta mir nicht gerechtfertigt erscheint (*Clavelina*). Die Testazellen haben daher während der frühen Stadien der Embryonalentwickelung, theilweise wenigstens, die Aufgabe zu erfüllen, den Embryo oder seinen Follikel zu befestigen und bis zu einem gewissen Grade vor dem Druck zu schützen, der bei starken Leibescontractionen von den mütterlichen Geweben ausgeübt werden muss. Es ist selbstverständlich, dass diese Function der Testazellen bei den Eiern, die sich ausserhalb des Mutterthieres frei im Wasser entwickeln, nicht in Frage kommen kann.

3. Die Theilung des Secundärfollikels in ein äusseres und inneres Epithel. In den ältesten Eierstockseiern, gewöhnlich erst unmittelbar vor ihrer Reifung, spaltet sich die einschichtige Follikelhülle in zwei concentrische Epithelien, in den äusseren und inneren Follikel. Fol, der zuerst (1883) die beiden Follikelhüllen unterschieden hat, glaubte, dass beide in einer im Wesentlichen übereinstimmenden Weise von der Eizelle aus gebildet werden, und dass der zuerst entwickelte äussere Follikel durch die später auftretenden inneren Follikelzellen immer mehr nach aussen gedrängt und abgeflacht werde. Die genaueren, thatsächlichen Vorgänge bei den Follikelbildungen wurden zuerst durch Van Beneden und Julin (1886) und später durch Floderus klargelegt, und die Angaben dieser Autoren gelten gegenwärtig als allgemein anerkannt. Nur vereinzelter Widerspruch wurde erhoben; so leitete Morgan (1890) das äussere Follikelepithel von besonderen Zellen der Ovarialwand ab, die sich um den primären Follikel herumlegen und ihn umhüllen.

Der innere Follikel bleibt als Hülle des Eies bestehen, auch nachdem dieses den Eierstock verlassen hat und entweder in den Peribranchialräumen, oder auch frei im Wasser schwebend sich zu furchen begonnen hat. Die verschiedenen Formen, unter denen dieser Follikel am Ascidienei erscheint, sind bereits oben (p. 695) behandelt worden, und es wurde dort auch erwähnt, dass an der Innenseite des Epithels häufig eine homogene Chorionmembran ausgeschieden wird.

Der äussere Follikel ist zwar schon von Kupffer (1870) und Kowalevsky (1871) beobachtet, aber als eine structurlose Membran, die keine Kerne enthalte, gedeutet worden, und in ähnlicher Weise hielt ihn auch Roule (1884) für die erste Dottermembran des Eies. Bald nach seiner Abspaltung vom inneren Follikel ist seine Zusammensetzung aus flachen Zellen in der Regel noch leicht nachweisbar (Textfig. 135, p. 632; Textfig. 149 *D*, p. 701), und gewöhnlich lässt sich die epitheliale Natur auch später noch erkennen, wenn die inneren Follikelzellen flach bleiben und sich nur wenig verändern. Wo aber diese, wie z. B. bei *Ciona*, zu grossen Papillenzellen anschwellen, flacht sich der äussere Follikel frühzeitig sehr stark ab (Fig. 10, Taf. XXVII), so dass er bald wie eine feine Membran erscheint, in der die Kerne nur schwer oder auch gar nicht mehr zu erkennen sind.

Der äussere Follikel setzt sich direct in das Keimepithel des Eierstocks fort, und zwar bildet er an der der Ovarialwand benachbarten Seite des Eies eine halsartige Einschnürung, den Follikelstiel, in dessen Bereich die Zellen gewöhnlich erheblich grösser und namentlich höher erscheinen als im flachen Follikel selbst (Textfig. 149 *D*). Follikelepithel und Follikelstiel tragen häufig, so wie die Eierstockswand, an ihrer Aussenseite eine Basalmembran, die, wie ich glaube, als eine cuticulare Bildung entstanden ist. Diese Membran kann sich zuweilen, wie es fast immer am Follikelstiel geschieht, sehr frühzeitig bilden, noch im primären oder secundären Follikel, bevor dieser in den äusseren und inneren sich getheilt hat, und sie wird dann dem äusseren Follikel gleich bei seiner Abspaltung mitgegeben. Sie ist also identisch mit dem bereits oben (p. 704) besprochenen membranösen Gebilde, das von den verschiedenen Autoren sehr verschiedene Namen erhalten hat.

Dieser äussere Follikel kommt nur dem Eierstocksei zu und wird im Ovarium zurückgelassen, wenn das reifende Ei in den Oviduct übertritt. Ueber die Art und Weise, in welcher das Ei den Aussenfollikel verlässt, und über das Schicksal des letzteren weichen die Angaben der Autoren voneinander ab, und wahrscheinlich dürften sich in der That auch verschiedene Arten verschieden verhalten. Nach Julin (1893) wird bei *Clavelina* und *Styelopsis* der im Eierstock zurückbleibende äussere Follikel bald durch Phagocyten resorbirt; nach Bancroft (1899) lässt er bei *Distaplia* ein „Corpus luteum" entstehen. Nachdem die vom Innenfollikel umhüllte Eizelle in die Ovarialhöhle und in den Eileiter gelangt ist, bildet der Follikelstiel mit dem äusseren Follikelepithel eine

stark verdickte, buckelförmige Ausbuchtung der Eierstockswand, an die sich einige Mesenchymzellen dicht anlegen und einen membranartigen Ueberzug darstellen (vgl. Textfig. 150). Die Ausstossung des reifenden Eies aus dem Eierstock und Aussenfollikel soll durch die Elasticität der oben bereits beschriebenen Membrana propria, die die Ovarial- und Aussenfollikelwand überzieht, herbeigeführt werden. Später schnürt sich die verdickte, ausgebuchtete Partie der Eierstockswand, das Corpus luteum, vom Ovarium ab und degenerirt allmählich. Dabei sollen phagocytäre Zellen in Thätigkeit treten.

Fig. 150.

Querschnitt durch einen reifen Eierstock einer *Distaplia occidentalis*. (Nach Bancroft.) $\frac{530}{1}$. *bg* = Bindegewebszellen an der Ovarialwand; *cl* = sog. Corpus luteum; *ec* = ektodermales Hautepithel; *mb* = Membrana propria oder Basalmembran des Eierstocks; *oh* = Ovarialhöhle; *ov* = Ovarialwand resp. Eier.

4. Die Entwickelung der Eizelle (Ovocytenzelle). Die zu Eizellen werdenden Elemente des Keimepithels vergrössern sich während des Aufenthalts im Ovarium um ein Mehrhundertfaches an Volumen, wie sich leicht für *Clavelina* aus Textfig. 135, p. 632, entnehmen lässt. Dabei verändert sich in bemerkenswerther Weise nicht nur der Zellkörper, sondern auch der Kern. In den jüngsten Eizellen, die als solche gegenüber den indifferenten Elementen des Keimepithels zu unterscheiden sind, führt das Protoplasma sehr häufig zahlreiche gröbere Granula, die, in ähnlicher Weise wie Chromatinkörner, leicht färbbar sind, in älteren Eiern aber allmählich verschwinden sollen, wenn die Dotterkugeln auftreten. Diese erscheinen gewöhnlich, wenn etwa der Durchmesser des Eies die Hälfte seiner vollen Grösse erlangt hat, ungefähr zur Zeit, wenn die Testazellen auftreten. Zumeist bilden sich die Dotterelemente zuerst central in der Nähe des Keimbläschens (*Ciona*), oft auch zuerst peripher (*Clavelina*, *Distaplia occidentalis*), seltener im ganzen Plasma gleichzeitig (*Distaplia magnilarva*). Das reife Ei ist stets mit Dotterkugeln dicht erfüllt, und es ist bereits oben (p. 710) bemerkt worden, dass bei einigen Ascidien auch die Testazellen solche Dotterschollen in sich aufnehmen und allmählich verarbeiten sollen.

Bevor die Dotterkugeln auftreten, lassen sich häufig im jungen Ascidienei (*Ciona*, *Styelopsis*, Botrylliden) die sog. intravitellinen

Körper (Floderus) beobachten. In ganz jungen Stadien der Eibildung, vor vollständiger Ausbildung des primären Follikels, scheinen sie niemals aufzutreten, ebenso fehlen sie in alten Eiern. Sie finden sich häufig nur in der Einzahl, besonders bei *Ciona*, aber oft auch in der Mehrzahl und haben eine sehr verschiedene Form und Grösse; mitunter kommen sie dem Keimbläschen an Umfang gleich. Zumeist liegen sie ziemlich central im Ei, zuweilen aber auch peripher. In ihrer Färbbarkeit sowie in den übrigen Reactionen zeigen sie grosse Uebereinstimmung mit den Nebennucleolen, und Floderus glaubt mit Roule, dass sie aus solchen in der That auch hervorgehen. Die aus dem Keimbläschen ausgewanderten Nebennucleolen oder Theile dieser bezeichnet er ohne Weiteres als „Chromatinkörper", und gelegentlich beobachtete er, wie die chromatischen Nebennucleolen nach Durchsetzung der Kernmembran im Eiplasma sich mit einer hellen Zone umgeben. Ein solches Austreten von Chromatinelementen hatte bereits Fol (1877) gesehen; irrthümlicher Weise brachte er aber damit die Bildung von Follikelzellen in Zusammenhang (vgl. oben p. 704). Die Bedeutung dieser intravitellinen Körper ist durchaus nicht klargestellt. Floderus vergleicht sie mit „Dotterkernen" oder „Nebenkernen" oder „besser noch mit Sphären oder Theilen von solchen".

Ueber die Ausbildung und den Bau des Keimbläschens lauten die Angaben in vielen Einzelheiten controvers. Sehr frühzeitig erscheint der Kern der jugendlichen Eizellen (Ovocytenzelle) in der typischen Gestalt des Keimbläschens mit achromatischer Kernmembran, Liningerüst, grossem Nucleolus und reichem Kernsaft; die Kugelform des Bläschens verliert sich erst dann, wenn das Ei seiner Reife nahe ist, indem unter Schrumpfung der Kernmembran amöboide Formveränderungen auftreten. Im Allgemeinen bleibt das Wachsthum des Keimbläschens von dem Stadium an, in welchem der Primärfollikel fertig gebildet ist, hinter der Grössenzunahme der Gesammteizelle etwas zurück.

Die Kernmembran, der Kernsaft und das Liningerüst bieten im Ascidienei keine Besonderheiten dar. Im achromatischen Gerüst und an der Kernmembran liegen zahlreiche kleine Körnchen, die sich in Hämatoxylin stark, bei Doppelfärbung mit Safranin und Gentianaviolett in letzterem nur schwach färben. Aus ihnen bilden sich nach Julin später die Chromosomen. Im Nucleolus fand Floderus bei *Ciona* eine centrale, aus achromatischer Substanz (Paranuclein) bestehende Partie und eine periphere, chromatische, die er mit dem Chromatin im Liningerüst vollständig identificirt. Julin dagegen lässt den Nucleolus des *Stylopsis*-Eies ganz und gar aus Paranuclein bestehen und später schwinden, während im stricten Gegensatz dazu Davidoff das gesammte Chromatin des Kerns lediglich im Nucleolus suspendirt sein liess (*Distaplia*), da alle anderen Kerntheile nur transitorische Bedeutung besitzen. Bancroft (1899), der sich zuletzt am eingehendsten mit der Entwickelung der Eizelle beschäftigt hat, konnte über den Chemismus des Nucleolus zu keiner vollen

Gewissheit gelangen, da die verschiedenen Tinctionsmittel, die als Specifica für den Nachweis des Nucleins gelten, zu sich widersprechenden Ergebnissen führten. Bei der List'schen Eisenchlorid-Berlinerblau-Reaction färbten sich nur die centralen Körnchen des Nucleolus, wenn auch nicht immer alle ganz gleichmässig, und erwiesen sich dadurch als Paranuclein, während die Randzone farblos blieb wie Nuclein und verwandte Stoffe. Andererseits färbten sich in Methylgrün und Säurefuchsin ebenfalls nur die centralen Körnchen ganz so wie Nuclein, während die Randschicht des Nucleolus sich wie Paranuclein verhielt.

Im Keimbläschen junger Eier, die unmittelbar vor der Dotterschollenbildung stehen, beobachtet man häufig Nebennucleolen (Flemming). Selten fehlen sie gänzlich (*Clavelina*), meist finden sie sich in der Ein- oder Zweizahl (*Ciona*), zuweilen zählt man drei (*Ascidiella patula*), selten viele, etwa bis ein Dutzend (*Corella parallelogramma*). Sie stammen wahrscheinlich vom Nucleolus ab und dürften, wenngleich auch ihr Verhalten gegenüber den Farbstoffen nicht immer constant das gleiche ist, aus Chromatin bestehen. Diese Nebennucleolen sind es, die nach der Durchwanderung der Kernmembran im Eiplasma zu den intravitellinen Körpern werden (Floderus).

Wäre wirklich, wie Davidoff und andere angenommen haben, das gesammte Cromatin des Kerns im Nucleolus enthalten, und zwar in den centralen Körnchen, von denen einige später zu Nebenkernen und weiterhin zu intravitellinen Körpern werden, so liesse sich kaum verstehen, wenigstens nicht ohne Zuhilfenahme sehr unwahrscheinlicher Hypothesen, wie die für die verschiedenen Arten characteristische Chromosomenzahl im Ei gewahrt bleiben könnte. Zwar hat man bekanntlich unter der Voraussetzung, dass in der ersten Richtungsspindel bereits die Chromosomen in der reducirten Zahl auftreten, auf früheren Stadien nach der Ausstossung chromatischer Elemente gesucht, und es läge dann vielleicht nahe, die Auswanderung der Nebennucleolen in diesem Sinne zu deuten. Allein wenn man die oben mitgetheilten Thatsachen überdenkt, dass die Nebennucleolen und intravitellinen Körper häufig vollkommen fehlen, in anderen Fällen in sehr verschiedener Zahl und Grösse auftreten, so wird jener Vorgang kaum eine Halbirung der Chromosomenzahl zur Folge haben können; vielmehr müssten auf diesem Wege häufig nebst einer wechselnden Zahl ursprünglicher vollständiger Chromosomen mehr oder minder viel grössere und kleinere Theilstücke von solchen Elementen aus dem Keimbläschen entfernt werden.

c. Die Spermatozoen und ihre Entstehung.

Die reifen Samenkörper der Ascidien scheinen ausnahmslos den Typus von Geisselzellen aufzuweisen (vgl. Fig. 1 u. 2, Taf. XXIX). Bis etwa vor einem Jahrzehnt unterschieden alle Autoren nur zwei Abschnitte am Spermatozoon: den Kopf und Schwanzfaden, die völlig einheitliche, un-

getheilte Stücke zu sein schienen. E. Ballowitz (1894) hat den Nachweis geführt, dass der Bau des Spermatosoms ein complicirterer ist (*Ciona intestinalis*), obwohl er ein „Verbindungsstück" oder Mittelstück, das sich zwischen Kopf und Schwanz einschiebt, nicht auffinden konnte. Der Spermakopf hat eine verschiedene Gestalt. Zuweilen ist er einfach stäbchenförmig (*Polycarpa varians*, Fig. 1, *A*, Taf. XXIX), manchmal am freien Ende ein wenig zugespitzt, oder auch verdickt (*Styela plicata*, Fig. 1, *B*). Die Abbildungen zeigen die Spermatozoen auch ein und derselben Art häufig etwas verschieden, und es mögen vielleicht auch in der That solche individuelle Unterschiede vorkommen, wie sie z. B. Roule (1885) gezeichnet hat. Indessen rühren manche Verschiedenheiten zweifellos daher, dass der Spermakopf nicht einfach gerade und stäbchenförmig gestaltet ist und daher bei Betrachtung von verschiedenen Seiten ein wechselndes Aussehen zeigt. Die Spermatozoen einer Helgoländer, nicht näher bestimmten *Phallusia* (wahrscheinlich wohl *Ascidia*) fand Ballowitz ebenfalls durch einen stäbchenförmigen Kopf ausgezeichnet. Oft geht die Stäbchenform durch ansehnlichere Verdickung der Mittel- oder Basalpartie in eine mehr oder minder deutlich ausgeprägte Spindel- oder Lanzettform über, und auch in diesen scheinen individuelle Unterschiede zu bestehen (*Cynthia papillosa*, *Molgula roscovita*, Fig. 1, *C* u. *D*, Taf. XXIX). Häufiger ist der Kopf linsenförmig geformt, und dann bietet er, wenn man ihn um 90° dreht, ein ganz anderes Bild. Die Linsenoberfläche kann sich auf der einen Seite concav einkrümmen, während sie auf der andern convex gewölbt erscheint (*Ciona intestinalis*, Fig. 2). Bei Kantenansicht des Kopfes tritt das sehr deutlich hervor, während in der Flächenansicht bei gewisser Tubuseinstellung ein heller, dellenartiger Fleck erscheint, der an die Delle der rothen Blutkörperchen der Säugethiere erinnert. Uebrigens variirt der Umriss der Linsenscheibe in seiner Form: meist ist er stark längselliptisch, zuweilen mehr rundlich.

Im Spermakopf erscheint die chromatische Substanz des Kerns durchaus einheitlich und homogen; sie füllt den Kopf fast vollkommen aus und ist allseitig nur von einer dünnen Protoplasmaschicht umhüllt, während eine besondere Kernmembran um den Chromatinkern nicht mehr nachweisbar ist. Der Plasmamantel des Kopfstückes setzt sich nach hinten in die periphere Schicht der Schwanzgeissel fort, während er vorn das Spitzenstück als eine äusserst zarte Lage überzieht.

Am vordersten Ende des Kopfes liegt das Spitzenstück. Im lebenden Spermatosom tritt es als ein stark glänzendes, kurzes, stiftartiges Körperchen hervor; in Anilinfarblösungen tingirt es sich zunächst, verblasst aber bald, während der Kopf noch intensiv gefärbt bleibt (Ballowitz). Bei *Styelopsis* fand Julin gelegentlich das von einer Protoplasmaschicht umhüllte Spitzenstück (corpuscule) am hinteren Ende des Spermakopfs gelegen, glaubt aber, dass es später, in Folge dieser abnormalen Lage gänzlich abgeworfen würde. Entwickelungsgeschichtlich

stammt das Spitzenstück aus dem Centrosom der Spermatidenzelle her und hat demnach für die Befruchtung und die Bildung der ersten Furchungsspindel eine hohe Bedeutung.

Während bei der Untersuchung der freien Spermatozoen im lebenden und conservirten Zustand immer nur diese beiden Abschnitte des Spermakopfes nachweisbar zu sein scheinen, fand Hill (1896) den Kopf unmittelbar nach seinem Eintritt in das Eiplasma complicirter gebaut. Es wird weiter unten (p. 728) auf diesen Gegensatz noch zurückzukommen sein, und ich möchte hier nur vorweg bemerken, dass dann ein besonderes achromatisches Mittelstück vorhanden sein soll (vgl. Fig. 8, *A*, Taf. XXIX). Auch Golski (1899) beschreibt ein besonderes Mittelstück, das aber hinter dem Spermakopf liegt, und nimmt an, dass es weiterhin die beiden Centrosomata der Furchungsspindel bilde.

Wie erwähnt, wurde von Ballowitz, im Gegensatz zu Hill und Golski, ein besonderes Mittelstück weder im Kopf noch hinter ihm beobachtet, dagegen fand er, dass das Vorderende des Axenfadens der Geissel ein kleines Endknöpfchen trägt, das erst dann deutlich sichtbar wird, wenn der Kopf abgefallen oder aufgelöst ist (Fig. 2, *D*, Taf. XXIX). Ob dieses Gebilde allgemein verbreitet vorkommt und welche Bedeutung es hat, ist unbekannt.

Der Schwanz oder die Geissel der Samenkörper zeigt stets eine ansehnliche Länge, die die des Kopfes um ein Vielfaches übertrifft. Den feineren Bau dieses Gebildes hat besonders Ballowitz erforscht. Die Mitte der Geissel wird vom Axenfaden durchsetzt, der allseitig von einer feinen protoplasmatischen Mantelschicht bedeckt wird; nur das hinterste Ende des Axenfadens tritt als Endstück aus der Randschicht frei heraus und ist in der Regel als ein deutlich abgesetzter Geisselabschnitt leicht nachweisbar. Der Protoplasmamantel löst sich in macerirenden Agentien leicht auf, so dass der Axenfaden in seiner ganzen Länge frei wird und bald selbst in eine Anzahl Elementarfibrillen zerfällt. Eine mehrtägige Einwirkung von 3procentiger Kochsalzlösung reicht hin, diesen Zerfall zu bewerkstelligen. Bei *Ciona* scheinen etwa 5—6 solcher Elementarfibrillen den Axenfaden zusammenzusetzen; bei noch unvollständiger Maceration kann das Spermatozoon auch nur zweischwänzig erscheinen.

Eine ganz genaue und eingehende Behandlung der Vorgänge, die sich bei der Genese der Spermatozoen abspielen, die Umbildung der Ursamenzellen zu Spermatocyten und deren Theilungen zu Spermatidenmutterzellen und Spermatiden, liegt ausserhalb des Rahmens der Darstellungen dieses Werkes. Die älteren Angaben von Lacaze-Duthiers (1874) über *Molgula roscovita* und Roule (1884) über *Ciona intestinalis* befriedigen ohnehin jetzt nicht mehr die erhöhten Ansprüche auf Genauigkeit bei der Untersuchung der Spermatogenese einer Thierform, und neuere vollständige Untersuchungen, über die hier berichtet werden müsste,

liegen meines Wissens, abgesehen von den Beobachtungen Julin's (1893) an *Styelopsis*, nicht vor. Ich werde mich daher hier fast ausschliesslich an diese zu halten haben, obwohl sie nicht in allen Puncten mit den für die Spermatogenese anderer Thiere bekannt gewordenen Thatsachen übereinstimmen, die Beschreibung auch leider durch keine Abbildungen veranschaulicht wird.

In den meisten Fällen kann man sich leicht davon überzeugen, dass in den einzelnen Hodenbläschen der männlichen Geschlechtsorgane die Ausbildung zu Spermatozoen im Centrum am weitesten vorgeschritten ist. Denn hier beobachtet man oft schon Mengen reifer Samenkörper, während peripher die Ursamenzellen und alle folgenden Stadien der Theilungen nebeneinander angetroffen werden können. Es scheint, dass die Zellen in den Randzonen der Hodenbläschen lange Zeit hindurch ihre lebhafte Theilung fortsetzen, so dass selbst bei sehr reichem Samenverbrauch eine Verödung der Follikel nicht so leicht eintritt. Diese erfolgt übrigens wohl zumeist nicht erst dann, wenn das ganze Material an Ursamenzellen und Spermatogonien verbraucht ist, sondern es finden sich, wenn die Zeit der Geschlechtsreife vorüber ist, immer noch in den Hodenfollikelwänden viele Zellen, die einer Degeneration verfallen.

Wenn die Hodenfollikel eine gewisse Grösse erreicht haben, sind sie mehrschichtig geworden. Abgesehen von einem nicht immer constant anzutreffenden äusseren flacheren Epithel (vgl. oben, p. 658), dessen Zellen für die Samenbildung nicht in Betracht kommen, erscheinen die die Samenzellen producirenden Elemente häufig in zwei Lagen angeordnet. In der peripheren Schicht (assise profonde ou basale) führen die Zellen in älteren Follikeln zumeist ruhende Kerne, während sie in ganz jungen ebenfalls in lebhafter Theilung begriffen waren und die mehr central gelegenen Zellen hervorgehen liessen. Auch später können sie, wenn die Innenzellen des Hodenfollikels bei der Spermatogenese grösstentheils verbraucht sind, wieder in Action treten und mit der Bildung von Spermatogonien beginnen. Diese bilden die Innenlage des Follikels (assise superficielle) und liegen in älteren und grösseren Hodenbläschen selbst wieder in zahlreichen Schichten mehr oder minder regelmässig angeordnet, indem sie die Hodenhöhlungen oft zum grössten Theil ausfüllen. Die Zellen befinden sich in lebhaften Theilungen, und zuweilen erfolgen diese im ganzen Bereich eines Follikels so gleichmässig, dass die Zellen, deren Kerne auf gleichen Phasen der mitotischen Theilung stehen, auch ziemlich genau in einer Schicht angeordnet sind. Man erhält dann in Hodendurchschnitten Bilder, wie sie in ganz übereinstimmender Weise aus vielen Thiergruppen bereits längst bekannt sind. Julin hat diese Innenzellen als Ursamenzellen (cellules spermatiques primordiales) oder auch kurzweg als Keimzellen (cellules germinatives) bezeichnet und nur die Elemente, die aus den letzten normalen Zweitheilungen dieser Keimzellen resultiren und sich zunächst nicht gleich wieder theilen, sondern direct in die Spermatocyten verwandeln, Spermato-

gonien genannt. Diese Art der Anwendung des Namens „Spermatogonien" widerspricht aber dem herkömmlichen Gebrauch, dem zufolge die Mutterzellen der Spermatocyten, also Julin's cellules spermatiques primordiales, so bezeichnet werden müssten. In einer ähnlichen Weise hat Julin auch den Begriff „Ovogonie" umgeändert, indem er — wie oben (p. 702) bemerkt wurde — die junge Ovocytenzelle mit diesem Namen bezeichnete.

Bei den Theilungen der die Innenlage des Follikels bildenden Spermatogonien treten die bekannten Erscheinungen auf: mitotische Kerntheilung mit deutlicher Spindel, an den Polen dieser Centrosomata und Polstrahlungen. Zahlreiche Zellgenerationen können sich auf diese Weise folgen, bis endlich die jungen Spermatocyten (spermatogonies Julin's) aus der letzten Zweitheilung hervorgehen.

In den jungen Spermatocyten erscheint bald der Kern auf dem Ruhestadium. Er ist verhältnissmässig sehr gross, so dass der Zellkörper um ihn herum nur eine dünne Hülle bildet, und zeigt die chromatischen Mikrosomen vorwiegend peripher, an der achromatischen Kernmembran angeordnet. Während Zellkörper und Kern ziemlich gleichmässig sich vergrössern, bilden sich in dem letzteren neben dem Nucleolus durch Contraction des mit Chromatinkörnern durchsetzten Gerüstwerkes die „primären Chromosomen" aus. Bei *Styelopsis* erscheinen vier chromatische Schleifen, die beiden Aeste einer jeden Schleife legen sich dicht aneinander und verschmelzen, so dass vier stäbchenförmige Chromosomen entstehen. Der Nucleolus soll den Kern verlassen und zum Centrosom werden, das sich sehr bald in zwei Theile spaltet.

Die Theilung des Centrosoms deutet bereits die folgende Vermehrung der Spermatocyten an; sie erfolgt in der wesentlich gleichen Weise wie bei allen anderen Thieren. An den Polen der Theilungsspindeln liegen Centrosomen, von denen Strahlungen ausgehen, und zwar folgen zwei Kerntheilungen unmittelbar aufeinander, ohne dass ein Ruhestadium sich dazwischen einschöbe. Nachdem die den Kerntheilungen entsprechenden Furchungen des Zellkörpers eingetreten sind, erscheint jede Spermatocyte in vier gleich grosse Zellen, die Spermatiden, zerlegt, die im Momente ihrer Entstehung in der That auch zu Vierergruppen vereinigt sind. Durch die erste Zweitheilung der Spermatocyte sind die beiden Spermatidenmutterzellen entstanden, und die vier Chromosomen der ersteren *(Styelopsis)* haben sich so vertheilt, dass jede der letzteren zwei primäre Chromosomen erhält. Bei der folgenden Theilung der beiden Spermatidenmutterzellen jeder Gruppe zu den vier Spermatiden übernimmt jede dieser einen Chromatinstab, der natürlich als perennirendes Gebilde erhalten bleibt, während das Centrosom, das bei der letzten Theilung der Spermatidenmutterzelle an jedem Spindelpol ganz deutlich war, in den Spermatiden bald vollkommen schwinden soll (Julin).

Die Umbildung des Spermatids zum Spermatosom erfolgt, nachdem die Zelle einen ruhenden Kern gebildet hat. Dieser

grenzt sich durch eine sehr feine, achromatische Membran gegen das Zellplasma ab, füllt sich mit Kernsaft zwischen den Lückenräumen des achromatischen Gerüstwerks, während sich das einzige Chromatinstäbchen in zahlreiche, regellos im Kern zerstreute chromatische Mikrosomen auflöst. Auf diesem Stadium fehlt jede Spur des Centrosoms, auch später noch, wenn die Mikrosomen, besonders peripher, an der Kernmembran in dichter Menge sich angesammelt haben. Erst wenn der Kern eine Sichelform angenommen hat und fast gleichmässig, homogen von chromatischer Substanz erfüllt erscheint, tritt an seiner Peripherie, aber noch innerhalb der Kernmembran, ein kleiner Körper auf, der seinem Verhalten gegen Farbstoffe nach aus Paranuclein besteht. Während die Kernmembran schwindet, rückt der Paranucleinkörper in den Zellkörper hinein, woselbst er zunächst an der concaven Seite des Kerns liegen bleibt. Wenn der Kern sich zum Spermakopf ausgebildet hat und nur noch durch einen sehr feinen Plasmaüberzug bedeckt wird, liegt jener Körper als das Spitzenstück am vordersten Kopfende und repräsentirt das Centrosom der männlichen Geschlechtszelle. Der Haupttheil des protoplasmatischen Körpers der Spermatidenzelle hat sich zur Schwanzgeissel des Spermatosoms ausgezogen. Genauere Angaben über die Art und Weise der Bildung des Axenfadens fehlen.

2. Die Reifung und Befruchtung des Eies.

a. Die Eireifung.

Der am Schlusse des vorhergehenden Abschnitts beschriebenen Entwickelung der vier Spermatiden aus der Spermatocyte entspricht, wie allgemein anerkannt ist, die Bildung der Polzellen oder Richtungskörper aus dem Ei. Jedoch bestehen gerade bei den Ascidien zwischen beiden Vorgängen nicht unbedeutende Unterschiede, und ich werde im Folgenden bei der Besprechung der Eireifung mehrfach darauf aufmerksam machen müssen, dass die ungleichmässigen Theilungen, die die Ovocytenzelle betreffen, und die zur Sonderung der Richtungskörper und zur definitiven oder reifen Eizelle führen, von der geschilderten Spermatidenbildung sich unterscheiden.

In einem früheren Abschnitt (p. 700 u. fg.) habe ich die Entwickelung der Eizelle oder, genauer ausgedrückt, der Ovocytenzelle, bis zu dem Stadium vor Ausstossung der Richtungskörper bereits behandelt, und solange das Ei im Eierstock steckt, verharrt es in der Regel auch auf dieser Ausbildungsstufe, ohne in seine Reifungsperiode einzutreten. So wie es Julin für *Styelopsis* beobachtete, fand ich es auch bei *Ciona* und *Clavelina*, dass nämlich die Richtungskörperbildung erst dann eintritt, wenn das Ei das Ovarium verlassen hat und in den Eileiter oder gar in den Peribranchialraum resp. in die Cloake übergetreten ist. Bei *Phallusia mammillata* wird sogar nach Hill (1896) das erste Richtungs-

körperchen nicht früher ausgestossen, als bevor die Eier das Mutterthier verlassen haben und in das Wasser gelangt sind. Im Gegensatze zu diesen Befunden trafen Van Beneden und Julin (1886), wie ihre Abbildung Fig. 14, Taf. XV, beweist, wohl ausgebildete Polzellen bereits am Eierstocksei der *Clavelina*, und darnach möchte es scheinen, als ob eine gewisse Variabilität in Bezug auf den Zeitpunct der Eireifung vorhanden sei.

Bevor noch das Keimbläschen zur ersten Richtungsspindel sich verwandelt, vollziehen sich im Chromatin des Kerns Veränderungen, die von den Umbildungen im Spermatocytenkern verschieden sind. Denn während in diesem aus dem ruhenden Stadium bei *Styelopsis* nur 4 primäre Chromosomen hervorgehen, die ungetheilt bleiben, bilden sich im Ovocytenkern nur vorübergehend die 4 primären Chromosomen aus, um sehr bald durch Längsspaltung in 8 secundäre zu zerfallen, die mannigfache Formveränderungen durchlaufen sollen, bevor die Spindel fertig gebildet und zur Theilung reif ist. Während im Keimbläschen der Nucleolus vollkommen schwindet und auch die Kernmembran rückgebildet wird, liegen die 8 Chromosomen als kurze, gleichmässig dicke Stäbchen oder schleifenähnliche Gebilde regellos vertheilt im achromatischen Kerngerüst. Daher enthält auch die erste Richtungsspindel 8 Chromosomen, während die Theilungsspindel der Spermatocyten nur 4 primäre besass. Ein weiterer Unterschied besteht darin, dass, wie schon Boveri (1890) für *Ascidia mentula* feststellte, den Richtungsspindeln Centrosomata und Polstrahlungen fehlen, die bei den zur Samenbildung führenden Theilungen deutlich hervortreten. Boveri zählte in der Richtungsspindel dieser Ascidie 9 Chromosomen, und Hill fand bei *Phallusia mammillata* 8 Chromatinkörner sowohl im ersten wie im zweiten Richtungskörper (vergl. Fig. 3, Taf. XXIX).

Ganz anders lauten allerdings die Angaben von Golski (1899) über die Reifung des Eies der *Ciona intestinalis*. Die Richtungsspindeln, die hier sehr klein sind und erst nach dem Eintritt des Spermatozoons ins Ei an die Peripherie rücken, besitzen kleine Centrosomata und zeigen eine Centralspindel und Zwischenkörperchen. Die Spindelaxe steht zuerst tangential, dann radiär.

Bei der Bildung der ersten Polzelle und Halbirung der Richtungsspindel enthält nach Julin jeder neue Kern 4 secundäre Chromosomen. Obwohl es durch die directe Beobachtung nicht erwiesen ist, darf man es doch wohl als sehr wahrscheinlich annehmen, dass bei dieser Theilung immer die beiden secundären Chromosomen, die vorher ein primäres Stäbchen zusammensetzten, nach verschiedenen Richtungen auseinanderweichen und in die verschiedenen Zellen übergehen. Dann würde die Entstehung des ersten Richtungskörperchens eine Aequationstheilung der vier primären Chromosomen herbeiführen. Im Gegensatz zu dieser Darstellung Julin's für *Styelopsis* deuten Boveri's und Hill's Befunde bei andern Ascidien darauf hin, dass in den Tochterkernen des Keim-

bläschens, im Kern der Eimutterzelle und des ersten Richtungskörpers, die gleiche Zahl der Chromosomen vorhanden sei, wie im Ovocytenkern selbst, nämlich 8 oder 9, und dass bei der Richtungsspindelbildung früher oder später eine Längsspaltung der Chromosomen eintritt. In diesen Fällen würde die Aequationstheilung noch reiner zum Ausdruck gelangen.

In einer ähnlichen Weise schildert auch Crampton (1898) die Bildung des ersten Richtungskörpers, nur findet er bei *Molgula Manhattensis* in der Polzelle sowie im provisorischen Eikern 16 Chromosomen.

Nach Ausstossung des ersten Richtungskörpers pflegt man die noch nicht voll gereifte Eizelle zumeist als Ovocytenzelle zweiter Ordnung oder Eimutterzelle, ihren Kern als provisorischen Eikern zu bezeichnen. Dieser letztere verwandelt sich bei Ascidien, wie es ja zumeist im Thierreich der Fall ist, nicht erst in ein ruhendes Stadium, sondern bildet sofort die zweite Richtungsspindel, die, wie die erste, weder Centrosomen, noch Polstrahlungen zeigt. Das Ergebniss dieser Theilung ist eine abermalige Halbirung der chromatischen Substanz für das zweite Richtungskörperchen einerseits und für den Kern der definitiven, reifen Eizelle, d. h. den Eikern oder weiblichen Pronucleus andererseits.

Bei *Styelopsis* sollen sich die 4 secundären Chromosomen des provisorischen Eikerns in der Weise auf die Tochterkerne vertheilen, dass jeder von diesen 2 erhält, und damit würde sich die Bildung des zweiten Richtungskörpers von einer typischen Reductionstheilung der chromatischen Substanz begleitet erweisen. Bei *Phallusia mammillata* müsste aber auch die Theilung der zweiten Richtungsspindel sowie die der ersten lediglich eine Aequationstheilung sein: denn wenn es zutreffend ist, dass, wie Hill abbildet (vergl. Fig. 3, Taf. XXIX), die zweite Polzelle ebenfalls 8 Chromosomen von der gleichen Beschaffenheit wie die in dem ersten Richtungskörper enthält, so erfolgte im Chromatin des provisorischen Eikerns wahrscheinlich eine zweite Längsspaltung, um die Theilstücke für die Tochterkerne zu beschaffen.

Nach den Beobachtungen von Crampton sollen sich bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers von den 16 Chromosomen des provisorischen Eikerns 8 aus dem Ei entfernen und 8 in den weiblichen Vorkern übergehen, und das würde auf eine Reductionstheilung hindeuten. Allein es bleibt die Frage, ob nicht sowohl die 16 Chromosomen des provisorischen Eikerns, als die der ersten Polzelle nur als 8 primäre Elemente zu deuten seien, die sehr frühzeitig — im Sinne Boveri's — eine doppelte Längsspaltung erfahren haben. Dann kämen auch bei *Molgula* während der Eireifung nur Aequationstheilungen vor, und die Chromosomen fänden sich bereits im Ovocytenkern in reducirter Anzahl vor. Diese Deutung wird unterstützt durch die freilich nicht ganz sicher hingestellte Angabe Bancroft's (1899), dass bei *Distaplia occidentalis* im Ovocytenkern 12 viergespaltene Chromosomen (Tetraden) enthalten seien.

Die oben mitgetheilten Ergebnisse von Julin's Untersuchungen über die Bildung der Richtungskörperchen bei *Styelopsis* stehen in einem bemerkenswerthen Gegensatz zu den Angaben desselben Forschers über die Spermatogenese (vergl. oben p. 719 u. fg.). Während in der Spermatocytenzelle nur vier Chromosomen vorhanden sind, die während der folgenden Kern- und Zelltheilungen sich einheitlich und ungespalten erhalten, erfolgt bereits in der dem Spermatocyten gleichwerthigen weiblichen Ovocytenzelle eine Trennung der vier „primären" Chromosomen in acht „secundäre". Da bei den weiteren, zweimal aufeinanderfolgenden Theilungen sowohl der weiblichen wie männlichen Stammzellen keine Spaltung der Chromosomen mehr eintritt und auf jede der vier Zellen der Enkelgeneration genau der vierte Theil des Chromatins übergeht, führt jede Spermatide, sowie auch später noch das Spermatozoon, nur 1 primäres Chromosom, die reife Eizelle im weiblichen Vorkern aber 2 secundäre. Erst nachdem das Spermatozoon das Ei befruchtet hat, bilden sich aus dem Spermakopf 2 chromatische Stäbe. Die Längsspaltung der Chromosomen, die bei den weiblichen Geschlechtszellen bereits in den Ovocyten erfolgt, erscheint also in den männlichen Zellen beträchtlich verspätet erst im männlichen Vorkern (vergl. weiter unten p. 730).

Gleichzeitig mit der Theilung der zweiten Richtungsspindel scheint eine Zweitheilung der ersten Polzelle vorkommen zu können. Allerdings lässt sich ein solcher Vorgang nur aus einer Abbildung, die Hill gegeben hat, für die *Phallusia* erschliessen; weder Boveri noch Julin erwähnen ihn, wohl aber Golski für die *Ciona*. Davidoff (1889) hatte anfänglich bei *Distaplia magnilarva* nur einen Richtungskörper beobachtet, später aber fand er (1890) noch einen zweiten, dessen Herkunft sich nicht feststellen liess: „es fragt sich immerhin, ob die 2 Körper nicht möglicherweise aus der Theilung eines einzigen hervorgegangen sind".

b. Die Befruchtung.

Wie schon Krohn (1852) bekannt war, gelingt bei den grösseren Ascidien die künstliche Befruchtung im Allgemeinen sehr leicht, wenn die Zeit der Geschlechtsreife für die Art eingetreten ist. Zahlreiche Ascidien werfen ziemlich gleichzeitig Eier und Sperma aus, und im Wasser der Aquarien vollzieht sich dann leicht die Befruchtung ohne jedes Eingreifen des Beobachters. Werden aber ganz genaue Zeitangaben für den Ablauf der ersten Entwickelungsvorgänge, im Besonderen für die einzelnen Phasen der Kerncopulation gefordert, so wird man es vorziehen, die künstliche Befruchtung auszuführen, als abzuwarten, bis die Thiere freiwillig ihre Geschlechtsstoffe ausstossen. Das Letztere geschieht zwar zuweilen mit grosser Regelmässigkeit immer nur zu ganz bestimmten Tagesstunden. So fand Castle (1896), dass *Ciona intestinalis* stets nur 1—1½ Stunden vor Sonnenaufgang*) und *Molgula Manhattensis* ebenfalls

*) Ich darf an dieser Stelle wohl daran erinnern, worauf ich schon oben (p. 321) hingewiesen habe, dass — wie Castle beobachtete — die in den Aquarien gehaltenen *Ciona*

kurz vor Tagesanbruch laichten, während eine *Cynthia* stets bei Eintritt der Nacht die Eier ablegte. Doch gelten diese Angaben, wenigstens insoweit sie sich auf *Ciona* beziehen, nicht für alle Orte, an denen diese weitverbreitete Species vorkommt. Im Hafen von Triest z. B. besteht eine so ausserordentliche Regelmässigkeit des Laichgeschäftes nicht, wie sie an der amerikanischen Küste in der Narragansett-Bucht beobachtet wurde. Bei *Ciona* und jener *Molgula* und wohl noch bei vielen anderen Ascidien werden gleichzeitig Eier und Sperma entleert, aber die Befruchtung erfolgt erst ausserhalb des Thieres im freien Wasser, und nicht bereits im Cloakenraum, den ja die Zeugungsstoffe erst durchwandern müssen, bevor sie aus der Egestionsöffnung hervortreten können. Da, wo die Embryonen sich innerhalb des Mutterthieres entwickeln, muss natürlich die Befruchtung eine innere sein, sei es, dass Selbstbefruchtung eintritt, sei es, dass — was wohl zumeist erfolgen wird — Samen fremder Thiere in die Cloake eindringt und die Eier befruchtet.

Wenn, wie bei *Ciona*, die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen zu gleicher Zeit das Thier verlassen, liegt die Annahme am nächsten, dass dann auch diese im freien Wasser miteinander sich mit Erfolg vereinigen können. Wenn zwar auch dadurch, dass die Befruchtung erst ausserhalb des Thieres erfolgt, den im Meere flottirenden Eiern leichter Gelegenheit geboten wird, mit Sperma eines anderen Individuums zusammenzugerathen, so müssten doch, sollte man glauben, die Spermatozoen, die von allem Anfang an in der nächsten Nähe der Eier sich aufhalten, am leichtesten dazu gelangen, die Befruchtung auszuführen. Indessen tritt trotzdem nach den Beobachtungen und Versuchen von Castle nur selten Selbstbefruchtung ein.

Castle experimentirte mit 20 erwachsenen, geschlechtsreifen *Ciona*, von denen 10 isolirt, 10 andere je paarweise in je einem besonderen Gefäss gehalten wurden. Fast alle Thiere stiessen während einer Woche täglich zur bestimmten Stunde die Geschlechtszellen aus; die Zahl der befruchteten Eier aber war sehr verschieden, je nachdem die Thiere paarweise oder isolirt gehalten wurden. Das Verhalten der 10 einzelnen, isolirt lebenden Individuen ergiebt sich aus der Tabelle auf Seite 726. Es ist selbstverständlich, dass bei diesen Individuen nur Selbstbefruchtung eintreten konnte.

Die höchste Zahl der durch das Sperma desselben Thieres befruchteten Eier berechnete Castle bei zwei *Ciona*, die am dritten Tage die Geschlechtszellen ausstiessen, mit 90%; viel häufiger wurde aber nur ein viel geringerer Procentsatz (4%—25%) der abgelegten Eier befruchtet, und in den meisten Fällen wurden überhaupt nur unbefruchtete Eier angetroffen (stets bei 7 oder 8 Thieren, am letzten Tage sogar bei sämmtlichen 10). Von sämmtlichen Eiern, die alle Versuchsthiere ablegten,

in lebhafte Unruhe gerathen, wenn sie vor Tagesanbruch von starkem Lampenlicht getroffen werden. Sie contrahiren sich einige Male heftig, verharren aber dann regungslos, während im Wasser bereits die ausgeworfenen Eier zu beobachten sind.

Procentsatz der befruchteten Eier	am 1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag	6. Tag
90 %			b. 2 Thieren			
25 %	bei 1 Thier	1 Thier				
10 %		bei 1 Thier	1 Thier		1 Thier	
5 %	bei 1 Thier	1 Thier		1 Thier		
4 %				bei 1 Thier		
unbefruchtete Eier	b. 8 Thieren	7 Thieren	7 Thieren	7 Thieren	8 Thieren	10 Thieren
keine Eier abgelegt				bei 1 Thier	1 Thier	

wurden nur ungefähr 4,8 % befruchtet. Das ist ein so geringer Procentsatz, dass allerdings die Selbstbefruchtung fast ganz unwirksam zu sein scheint, wenn sie davon abhängt, dass die von einem Thiere ausgeschiedenen Geschlechtszellen im freien Wasser sich begegnen und vereinigen.

Ein ganz anderes Bild zeigt uns die Tabelle, die die Ergebnisse der zweiten Versuchsreihe darstellt, wenn je zwei geschlechtsreife Thiere in ein Gefäss zusammengethan werden. Da auch hier alle Individuen ziemlich gleichzeitig die Geschlechtsstoffe entleeren, kann die Selbstbefruchtung vermieden werden und eine wechselseitige Besamung der Eier eines Individuums durch das Sperma des andern erfolgen, wenn natürlich auch immerhin noch Selbstbefruchtung möglich ist. In allen 5 Gefässen verhielten sich die Eier eines jeden *Ciona*-Paares ziemlich gleichartig:

Procentsatz der befruchteten Eier	am 1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag	6. Tag
100 %	bei 5 Paaren	bei 4 Paaren	bei 4 Paaren	bei 5 Paaren	bei 5 Paaren	bei 5 Paaren
20 %			bei 1 Paar			
alle unbefruchtet		bei 1 Paar				

Wie man sieht, fanden sich, nur zwei Fälle ausgenommen, stets alle Eier befruchtet; einmal blieben sämmtliche Eier unbesamt, ein anderes Mal entwickelten sich nur etwa 20 %. Die Durchschnittszahl der befruchteten Eier in dieser ganzen Versuchsreihe bestimmt sich auf 94 %. Das ist ein sehr bemerkenswerther Unterschied zu der Zahl, die oben als das Ergebniss der Selbstbefruchtung gefunden wurde, und es erklärt sich dieser Gegensatz nach Castle nur so, dass bei den letzten Versuchen Kreuzbefruchtung eingetreten ist und daher die Eier besamt werden konnten, bei denen normaler Weise die Selbstbefruchtung versagt. Eine befriedigende Erklärung dafür ist es aber freilich nicht, wenn man gewisse unbestimmbare chemische Verschiedenheiten, die zwischen verschiedenen Individuen herrschen, dafür verantwortlich macht, dass die Kreuzbefruchtung bessere Ergebnisse erzielt als die Selbstbefruchtung.

Auch wenn künstliche Befruchtung im Uhrschälchen ausgeführt wurde, erhielt Castle ähnliche Ergebnisse. Wurden die Eier eines

Thieres mit dem Samen desselben vermischt, so erwiesen sich von den Eiern aller 10 Thiere im Durchschnitt nur 6 % befruchtet; von den Eiern eines Thieres wurden 50 % besamt, von denen 5 anderer nur ½ %—4 %, und die Eier von 4 Thieren blieben sämmtlich unbefruchtet. Etwas günstiger gestaltete sich das Ergebniss, wenn mit frisch dem Meere entnommenen Individuen experimentirt wurde; die künstliche Selbstbefruchtung gelang dann bei 9,4 % der Eier, aber die Höchstzahl der besamten Eier belief sich auch hier nur in einem Thier auf 50 %. Mit meinen Befunden an der Triester *Ciona* stimmen diese Ergebnisse nicht ganz überein, denn ich habe im Sommer 1882 und 1883 bei künstlicher Befruchtung der Eier eines Thieres mit dessen Sperma viel günstigere Entwickelungsbedingungen gefunden, und das Gleiche bemerkt Driesch (1897) für *Ciona*, *Phallusia* und eine *Cynthia*, bei denen Selbstbefruchtung über 90 % entwickelungsfähige Eier ergab.

Bei künstlicher Kreuzbefruchtung entwickelten sich, wenn Thiere verwendet wurden, die bereits einige Tage in den Aquarien zugebracht hatten, 90 %; wurde dagegen mit ganz frischen Exemplaren experimentirt, so schlug die künstliche Befruchtung niemals fehl, und es wurden sämmtliche Eier besamt (Driesch). Es ist das ein Zeichen dafür, dass die Geschlechtsorgane sich auf der Höhe ihrer Thätigkeit befinden.

Die Thatsachen, die sich für die Befruchtung bei *Ciona* aus den oben mitgetheilten kleinen Tabellen ergeben, stimmen mit den älteren Angaben Kowalevsky's (1866) und den Befunden auch anderer Autoren nicht ganz überein. Kowalevsky fand zunächst bei *Phallusia mammillata*, dass nur bei ganz frischen Thieren die künstliche Befruchtung sich leicht ausführen lässt, während sie später oft missglückt. „Als ich 8 Stunden darauf noch eine zweite Befruchtung anstellte, ... fiel es mir auf, dass sich viele Eier nicht entwickelten. Am nächsten Morgen erwies es sich bei einem abermaligen Befruchtungsversuche mit Ascidien, die nicht länger als 24 Stunden in sehr grossen Gläsern mit Meerwasser zugebracht hatten, dass sich kein einziges Ei mehr entwickelte, obgleich an den Thieren selbst gar nichts Besonderes zu bemerken war, sondern sie ganz so aussahen, wie die frisch gebrachten." Und ganz Aehnliches berichtet er für *Ciona intestinalis*; auch hier fand er, „dass bei den Thieren, die einige Stunden in Gläsern zugebracht hatten, besonders wenn das Wasser nicht oft verändert wurde, die Eier ihre Entwickelungsfähigkeit verloren, obgleich an den Ascidien selbst nicht das geringste Zeichen des Absterbens zu sehen war." Aehnliche Erfahrungen wird man leicht auch bei entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen in anderen Thierklassen machen können, und namentlich viele Echinodermen gestatten bekanntlich nur dann mit Sicherheit die künstliche Befruchtung auszuführen, wenn vollständig lebenskräftige, frisch dem Meere entnommene Exemplare zur Verfügung stehen. Die *Ciona* habe ich dagegen nicht so empfindlich gefunden, unter der Voraussetzung allerdings, dass die Thiere auf der Höhe

ihrer Geschlechtsthätigkeit standen. Das folgt auch aus den Angaben Castle's, dass noch nach sechstägiger Gefangenschaft sämmtliche Thiere lauter befruchtungsfähige Eier auswarfen, während ein Paar derselben Exemplare am zweiten Tage sich steril verhalten hatte. Die isolirt gehaltenen Individuen erzeugten allerdings am 6. Tage keine Eier mehr, die von dem aus derselben Zwitterdrüse stammenden Sperma befruchtet werden konnten, wohl aber war dies am 4. und 5. Tage in genau der gleichen Weise der Fall, wie am 1. (vergl. die Tabellen auf p. 726).

Die älteren Beobachtungen über den Befruchtungsvorgang bei Ascidien wurden am lebenden Ei angestellt, aber in diesem lassen sich die Einzelheiten nur schwer und zum Theil auch gar nicht erkennen, selbst wenn man mit so durchsichtigem Material arbeitet, wie es die Eier der *Phallusia mammillata* sind. Daher genügen weder die Angaben Kowalevsky's noch Strasburger's (1875) jetzt noch den Ansprüchen. Aber auch die wenigen neueren, mit allen modernen technischen Hilfsmitteln angestellten Untersuchungen haben doch nicht vermocht, völlige Klarheit zu schaffen, und manche wichtige Phasen des Vorgangs sind auch jetzt noch nicht genügend aufgehellt und in übereinstimmender Weise beschrieben worden.

Nicht hinreichend erforscht ist das Verhalten des Spermatozoons. Wenngleich man häufig eine grössere Zahl Samenfäden am Eifollikel und in ihm feststeckend beobachten kann, so dringt doch nur einer in die Eizelle ein. Nach Hill bildet das Ei einen besonderen Attractionszapfen (Imprägnationspfropf), in den das Spermatozoon eintreten muss. Bei *Phallusia* scheint diese Stelle in der Nähe des Orts zu liegen, an dem die Richtungskörperchen ausgestossen werden, während sie bei *Ciona* weit entfernt, fast am gegenüberliegenden Eipol sich findet. Nach Crampton soll das Spermatozoon stets in der Nähe des „animalen Eipols" eindringen, womit wohl die Eiregion gemeint ist, aus der das Material für die Ektodermzellen stammt; nach Golski ist bei *Ciona* die Eintrittsstelle nicht fest bestimmt, sondern variabel. Der in das Ei eingedrungene Spermakopf ist von einer Strahlenfigur umgeben, aber über seinen Bau lauten die Angaben verschieden. Boveri fand ihn zuerst zwischen den Strahlen auf, als ein etwas zugespitztes Stäbchen, die Spitze gegen das Strahlencentrum gekehrt. Die Form des Kopfes war also noch wenig verändert, die Substanz aber zeigte sich bereits netzförmig, oder besser wabig structurirt, mit eingelagerten gröberen Chromatinkörnern. Hill dagegen beobachtete auf einem etwas jüngeren Stadium, unmittelbar nach der Befruchtung, drei Abschnitte im Spermakopf (vgl. Fig. 8 u. 8 A, Taf. XXIX), die er als Kopf im engeren Sinn, Mittelstück und Centrosom bezeichnet. Auffallend erscheint mir nur, dass die Strahlenfigur nicht das angebliche Centrosom zum Mittelpunct hat. Der Spermakörper liegt mit seiner Längsaxe parallel zur Eioberfläche, hat sich also

um 90° gedreht und wächst sehr bald auf das Doppelte seines ursprünglichen Volumens heran. Das Centrum der Strahlensonne und der Spermakopf rücken etwas weiter voneinander ab und — jene voran, der Kopf, in die Radien eingebettet, folgend — bewegt sich dieser ganze vom Spermatozoon stammende Apparat nach der Eimitte zu (Fig. 7, Taf. XXIX). Eine Drehung des Spermakopfs im Eiplasma kommt bekanntlich weitverbreitet vor, und sie ist eine nothwendige Folge der Entstehung des Centrosoms aus dem Mittelstück des Spermatozoons, dessen vorderster Kopfabschnitt zuerst ins Ei eingedrungen ist. Im Ascidienei aber entsteht das männliche Centrosoma aus dem Spitzenstück des Spermatosoms, und da dieses zuerst ins Ei eintritt und auch später voranwandern muss, erscheint eine Drehung hier eigentlich überflüssig. Sie wäre nur dann nothwendig, wenn Julin's Angabe, dass das Centrosom oder „Spermocentre" aus dem Spitzenkopf entsteht, sich als unrichtig herausstellte, und wenn das auf den Kopf folgende Endknöpfchen der Geissel (s. oben, p. 718) zum Strahlencentrum im Ei sich entwickelte. Golski allerdings, der, wie wir oben (p. 718) sahen, das Centrosom aus dem Mittelstück des Spermatozoons sich bilden lässt, behauptet, eine Drehung des Samenfadens im Ei beobachtet zu haben. Ueberdies soll bei *Ciona* das Eindringen des Spermatosoms vor Ausstossung der Richtungskörper erfolgen.

Während der Spermakopf auf den Eikern zuwandert, verwandelt er sich zum typischen männlichen Vorkern. Er erscheint als helles Bläschen, das durch die achromatische Kernmembran scharf gegen das Eiplasma abgegrenzt wird; den wässerigen Kernsaft durchsetzt ein achromatisches Gerüstwerk, und in diesem liegen die Chromosomen suspendirt. Das achromatische Gerüst des männlichen Vorkerns ist nicht überall nachgewiesen worden, obwohl es wahrscheinlich stets sich finden dürfte; Nucleolen sollen dagegen immer fehlen. Von besonderer Wichtigkeit ist das Auftreten der Chromosomen. Im Spermakopf erschien das Chromatin als eine homogene, einheitliche Masse, und so findet man es auch im Spermakern unmittelbar nach der Befruchtung. Kurze Zeit nach dem Eintritt des Spermatozoons fand Boveri, wie oben schon erwähnt wurde, bei *Ciona* den Spermakopf auf einem „netzig-körnigen" Stadium. Später zeigt der männliche Vorkern ein frühes Knäuelstadium, dann fadenförmige Chromosomen von grosser Zartheit (Fig. 5, Taf. XXIX) und endlich kurze, stäbchenförmige, deren Zahl mit ziemlicher Bestimmtheit auf 9 festgestellt werden konnte. Hill sah die Umbildung des Spermakopfs in den männlichen Vorkern bei *Phallusia* in Einzelheiten in etwas abweichender Weise sich vollziehen. Der Spermakopf soll nämlich in 8—9 etwas unregelmässige chromatische Brocken (Chromosomen?) zerfallen, die anscheinend frei in der vom Centrosom ausgehenden Strahlenfigur liegen, die aber nur transitorische Bedeutung besitzen und im männlichen Vorkern bald wieder verschwinden. Auf dem bläschenförmigen Stadium liegen später im achromatischen Gerüst wahrscheinlich wieder 8 Chromosomen (Fig. 4, Taf. XXIX).

Auffallender sind die Angaben Julin's über den Befruchtungsact bei der *Styelopsis*. Sie verlangen um so mehr eine Besprechung, weil nur bei dieser Ascidienart gleichzeitig auch die Entwickelung und Bildung der Geschlechtszellen selbst eine eingehendere Untersuchung erfahren haben, so dass damit eine breitere Grundlage für eine vergleichende Betrachtung gegeben erscheint. Es ist oben (p. 720) schon bemerkt worden, dass jedes Spermatozoon nur 1 Chromosom erhält, das einheitlich und ungespalten im Spermatozoonkopf liegen bleibt. Erst nach dem Eintritt ins Ei, wenn der Spermakopf in den bläschenförmigen männlichen Pronucleus sich verwandelt, spaltet sich das einheitliche Chromosom in zwei (secundäre Chromosomen Julin's) und damit erreicht die männliche chromatische Substanz das Stadium, auf dem die weibliche bereits in der Ovocytenzelle stand. Denn wie wir oben (p. 722) sahen, fand bereits in dieser die Sonderung der 4 primären Chromosomen in die 8 secundären statt, und der Eikern oder weibliche Vorkern enthielt schon bei seiner Entstehung 2 gesonderte „secundäre" Chromosomen. Eine Nachprüfung dieser Angaben scheint mir um so erwünschter zu sein, als genauere Abbildungen dieser Entwickelungsvorgänge meines Wissens bislang nicht vorliegen.

Zu einem ganz gleichen Endstadium wie der männliche Vorkern entwickelt sich auch der weibliche Pronucleus. Nur die ersten Phasen der Umbildung sind verschieden, weil das Chromatin des Spermakerns zunächst eine einzige, einheitliche Masse darstellt, während der Eikern nach Ausstossung der Richtungskörper von vornherein mehrere getrennte Chromosomen führt. Sobald der weibliche Vorkern ein bläschenförmiges Aussehen erhalten hat, ist er von den gleichwerthigen Stadien des männlichen nicht mehr zu unterscheiden (vgl. Fig. 7 mit Fig. 4 und 5, Taf. XXIX).

Das dritte Gebilde, das neben den beiden Vorkernen beim Befruchtungsvorgang eine Rolle spielt, ist das oben bereits erwähnte Centrosom. Es wird nach den übereinstimmenden Angaben aller Autoren durch das Spermatozoon ins Ei eingeführt, denn das weibliche Centrosom erfuhr schon in der Ovocytenzelle vor Ausbildung der Richtungskörper eine Rückbildung, und die beiden Richtungsspindeln bildeten sich ohne Centrosomata an den Polen. Bei Ascidien soll sich, worauf ebenfalls bereits oben (p. 718) hingewiesen wurde, das Spitzenstück, nach Golski allerdings das Mittelstück des Spermakopfes zum Centrosom im befruchteten Ei umgestalten. Die mächtige Strahlensonne, die sich gegen den weiblichen Pronucleus zu bewegt und den männlichen Vorkern hinter sich herzieht (Fig. 7, Taf. XXIX), fand Boveri zuerst aus zwei Theilen zusammengesetzt: aus einem kugelförmigen, centralen (Centrosoma) und den zahlreichen, allseitig ausstrahlenden, geradlinigen Radien, zwischen denen der Spermakern an einer bestimmten Stelle steckt. Die Centralmasse soll bei *Ciona* ausserordentlich umfangreich und durchaus homogen sein. Es ist mir aber sehr zweifelhaft, ob das zutreffend sein möchte,

und ob diese ganze centrale Partie nur dem Centrosom in anderen befruchteten Eiern entspricht. Möglicherweise enthält sie auch den inneren Theil der Sphäre selbst, also nicht nur Centroplasma, sondern zum Theil auch Archiplasma im Sinne Boveri's. Hill fand denn auch bei *Phallusia* die von den Radien umgebene Cetralmasse durchaus nicht homogen, sondern mit feineren und gröberen Körnchen durchsetzt. Ueberdies lässt sich aus seinen Abbildungen entnehmen, dass er in der Mitte dieser kugeligen Centralmasse ein kleines Centralkorn beobachtet hat, das sich frühzeitig in zwei Theile spaltet (Fig. 4, Taf. XXIX). Die Deutung der einzelnen Theile in dieser ganzen Centralpartie der Astrosphäre lässt sich aber mit Sicherheit nicht geben. Wie ich oben (p. 728) erwähnt habe, fand Hill in dem ins Ei eingedrungenen Spermakopf drei Abschnitte (vgl. Fig 8, *A*, Taf. XXIX). Nur im eigentlichen Kopfstück findet sich das Chromatin, das später die 8 Chromosomen des Vorkerns entstehen lässt; Mittelstück und Centrosoma aber sollen sich in die oben beschriebene Centralmasse der Sphäre verwandeln, und zwar soll aus dem umfangreicheren Mittelstück der weitaus grösste Theil des Sphärencentrums entstehen, aus dem „Centrosomstück" des Spermatozoons dagegen nur das kleine Centralkorn. Die Abbildungen, die diesen Vorgang illustriren, scheinen mir jedoch nicht ganz eindeutig zu sein, denn einmal legen sie die Auffassung nahe, dass das letztere Gebilde in der That nur dem Centriol Boveri's und nicht dem ganzen Centrosom entspricht, während sie andererseits auch die Möglickeit nicht ganz ausschliessen, dass — entsprechend der Hill'schen Tafelerklärung — nur das Mittelkorn das wahre Centrosom darstellt.

Nach Boveri und Hill theilen sich die gesammte Centralpartie der Astrosphäre und diese selbst erst dann, wenn sich der männliche und weibliche Vorkern genähert haben. Castle scheint allerdings bei *Ciona* bereits am männlichen Pronucleus zwei gesonderte Astrosphären beobachtet zu haben, wenn dieser sich in noch ansehnlicher Entfernung vom Eikern befindet. Auch Crampton fand bei *Molgula Manhattensis* das männliche Centrosom bald nach dem Eintritt des Spermatozoons ins Ei bereits getheilt. Die Theilung des Archiplasmahofes und des Centrosomas dürfte bei Ascidien kaum irgend welche Besonderheiten darbieten, und vor Ausbildung der ersten Furchungsspindel rücken beide Hälften auseinander, um die Pole der Spindel einzunehmen. Das in Fig. 4, Taf. XXIX, wiedergegebene Stadium lässt sich unschwer auf die allgemein bekannten Verhältnisse beziehen. Der männliche und weibliche Vorkern liegen nahe aneinander und nehmen die Stelle ein, an welcher nach vollendeter Spindelbildung die Aequatorialplatte der Chromosomen liegt; die Kerne sind noch bläschenförmig und ein jeder von einer scharf conturirten Membran deutlich umschlossen. Die Auflösung der Membranen beginnt dort, wo beide Kerne sich berühren.

Die Umwandung beider Vorkerne und Astrosphären in den gesammten Apparat der ersten Furchungsspindel scheint sich nach Auflösung der

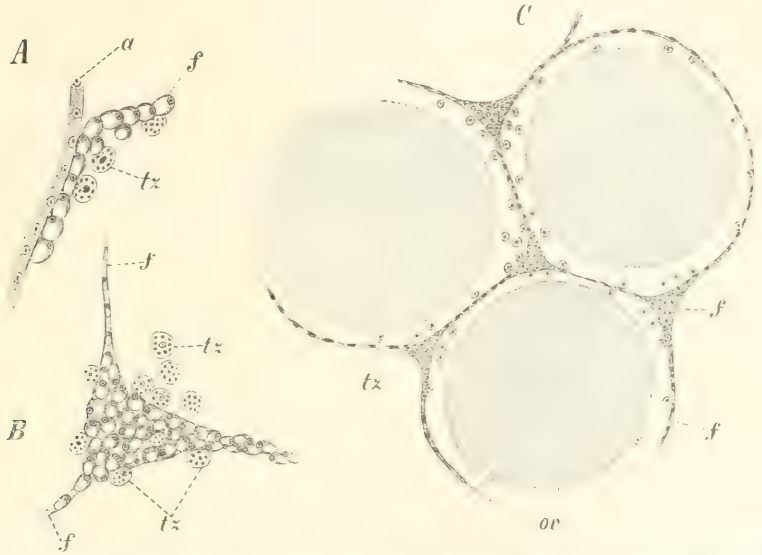
Kernmembranen rasch zu vollziehen. In der Aequatorialplatte zählte man bei *Ciona* 18 Chromosomen (Boveri), bei *Phallusia* 16 (Hill), und ebensoviel bei *Molgula Manhattensis*, bei *Styelopsis* dagegen nur 4 (Julin). Im achromatischen Theil der Furchungsspindel unterschied Julin zwei Arten von Fäden. Die einen bilden eine besondere Centralspindel (fuseau axial) und erstrecken sich ununterbrochen von einem Spindelpol zum andern, verbinden also direct die beiden Centrosomen; sie sollen ganz und gar aus dem Zellplasma entstehen. Die anderen Fäden haben nur etwa die halbe Länge und reichen von den Centrosomen nur bis zur Spindelmitte, wo sie sich an die Chromosomen ansetzen. Julin glaubt, dass diese Fasern aus dem Liningerüst der beiden Vorkerne ihren Ursprung nehmen. Von den meisten andern Beobachtern ist diese Centralspindel nicht bemerkt oder wenigstens nicht beschrieben worden, und Crampton stellt ihr Vorkommen bei *Molgula Manhattensis* direct in Abrede. Golski aber beschreibt, so wie bei der Richtungsspindel, auch bei den Furchungsspindeln Centralspindel und Zwischenkörperchen und fand gelegentlich noch in den beiden ersten Furchungskernen die männlichen und weiblichen Chromosomen vollständig deutlich gesondert.

3. Die ersten Stadien der Embryonalentwickelung. (Furchung, Gastrulation und Mesodermbildung.)

Die befruchteten Ascidieneier durchlaufen nicht immer ausserhalb des Mutterthieres ihre Entwickelung, sondern in zahlreichen Fällen verweilen sie bis zur Ausbildung der geschwänzten Larve in den Atrialräumen oder im Cellulosemantel (vergl. oben, p. 679 u. fg.). In den Bruträumen verbinden sie sich, während der Furchungsprocess sich einleitet und vollzieht, mehr oder minder innig mit den benachbarten Wandungen des Mutterleibes (siehe oben, p. 687), und dabei können sowohl die letzteren als auch die Eihüllen Veränderungen erfahren, während die Eizelle selbst und die aus ihr entstehenden Blastomeren, wie es scheint, niemals in irgend einer Weise durch die Befestigung in der Bruthöhle beeinflusst werden. Da, wo sehr zahlreiche Eier im Brutraum liegen, berühren sich viele nur untereinander, ohne an die mütterlichen Gewebe selbst sich fest anzulegen. Mir ist es bei *Clavelina* aufgefallen, dass dabei eine Veränderung im Follikelepithel eintritt, und dass auch die Testazellen an gewissen Stellen sich eigenartig verhalten. Infolge des gegenseitigen Drucks bilden die Follikelepithelien nicht mehr reine Kugeloberflächen, sondern erscheinen auf grösseren oder kleineren Regionen vollständig abgeflacht, nähern sich also einer polyedrischen Gestalt. Da, wo sie ebene Flächen darstellen, legen sich zwei benachbarte Follikel dicht aneinander, und hier können sie so innig miteinander verwachsen, dass sie als zwei discrete Epithelien nicht mehr nachweisbar bleiben, indessen ist die Verwachsung durchaus nicht immer eine so vollkommene, und häufig

bleiben auch beide Schichten erkennbar, wenngleich sie miteinander verklebt sind. An den Winkelstellen, zwischen den Polyedern, tritt dagegen eine lebhafte Wucherung des Follikelepithels ein, und gleichzeitig sammeln sich daselbst Testazellen an, die, wie mir schien, die Follikelwand durchsetzen und sich mit ihr innig verbinden können. So bilden sich an diesen Stellen aus Follikel- und Testazellen mächtige Zellstränge, die zwischen den einzelnen Eiern und Embryonen verlaufen und in ihrer Gesammtheit ein ziemlich festes Gerüstwerk darstellen. An und zwischen diesem ruhen die Eier gegen jeden Druck der umgebenden Wandungen des Peribranchialraums besser geschützt, als wenn bloss die Trabekel

Fig. 151



A Stück aus dem Follikelepithel eines an der äusseren Peribranchialwand festgeklebten *Clavelina*-Eies. $^{396}/_{1}$. *B* Vereinigungsstelle von drei benachbart liegenden Eiern im Peribranchialraum. $^{396}/_{1}$. *C* Durchschnitt durch drei befruchtete Eier der *Clavelina lepadiformis* aus dem Peribranchialraum. $^{144}/_{1}$. *a* = äussere, ektodermale Peribranchialwand; *f* = Follikelepithel; *ov* = Ei; *tz* = Testazellen.

allein den Brutraum klaffend erhielten (Textfig. 151). Die peripher liegenden Eier der ganzen Gruppe befestigen sich mit ihrem Follikel am äusseren, ektodermalen Peribranchialepithel. Es scheint, dass dabei manche Follikelzellen sich vergrössern, und zuweilen trifft man an diesen Stellen die Testazellen etwas zahlreicher an als anderwärts, zum Theil dem Follikelepithel dicht angelagert und vielleicht auch eingesenkt in dieses (Textfig. 151, *A*). Wenn man daher eine *Clavelina*, deren Peribranchialraum Embryonen enthält, zerzupft, präparirt man zumeist grössere oder kleinere Gruppen miteinander verklebter Eier frei, denen häufig Gewebefetzen der Leibeswand und der Kieme anhaften.

Bei manchen Polycliniden verbinden sich, wie oben (p. 687) bereits beschrieben wurde, die befruchteten Eier viel inniger mit dem Mutterthier,

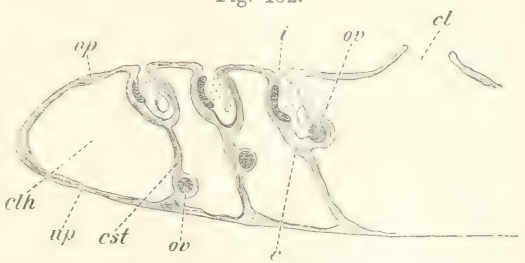
und es entstehen in diesem sowohl wie in den Eihüllen gewebliche Veränderungen, die Salensky veranlasst haben, die ganze Region der Festheftung als Placenta zu bezeichnen. Der Antheil, den die mütterlichen Gewebe zu dieser liefern, ist oben bereits besprochen worden, und ich möchte hier nur auf Fig. 6, Taf. XXIX, verweisen, in der sowohl die als Placentafalte bezeichnete, das Ei umgreifende Faltung des ektodermalen Cloakenepithels, als auch die Wucherung und Verdickung der Wandung, die Placenta materna genannt wurde, zu sehen sind. Ob an der Bildung dieser sich auch das benachbarte Bindegewebe der Leibeswand oder Cloakenwand betheiligt, vermochte ich aus Salensky's Darstellung nicht zu entnehmen. In dem hier abgebildeten Fall senkt sich der Eifollikel in diese sogenannte mütterliche Placenta ein; es kommt aber auch das umgekehrte Verhalten vor, dass die mütterlichen Gewebe eine zapfenförmige Wucherung aussenden, die sich in den Follikel einbohrt und diesen nach innen zu einstülpt (*Fragarium areolatum*). Am Aufbau der „Placenta foetalis" betheiligen sich das Follikelepithel und die Testazellen. Da, wo das Ei an der Cloakenwand sich befestigt, ist das Follikelepithel merklich verdickt; die einzelnen Zellen erscheinen ansehnlich hoch cylindrisch und sind mit der Cloakenwand ziemlich fest verwachsen. An der Peripherie der Verwachsungsstelle werden sie flacher und gehen allmählich in das normale Epithel der Follikelhülle über. Stellenweise scheint der placentare Theil des Follikels mehrschichtig werden zu können. Zwischen dem Embryo und der verdickten Follikelregion sammeln sich zuweilen die Testazellen so zahlreich an, dass sie eine mehrschichtige Scheibe bilden, die Ei und Follikel fest miteinander verkittet und der Placenta foetalis zugerechnet wird. Während sich dieses Testazellenpolster gegen den Embryo zu wohl immer ganz scharf und deutlich abgrenzt, scheint das gegenüber dem Follikelepithel nicht immer der Fall zu sein. Wenigstens bemerkt man in den Zeichnungen Salensky's Follikel- und Testazellen nicht an allen Stellen scharf getrennt, und in ähnlicher Weise fand ich, wie oben hervorgehoben wurde, auch bei *Clavelina* beide Zellarten an bestimmten Stellen fest verwachsen, so dass sie sich nicht mehr deutlich auseinanderhalten liessen.

In dieser Weise erscheinen die Embryonen gewisser Polycliniden im Mutterthiere festgeheftet. Wenn das zur freischwimmenden Lebensweise befähigte Stadium erreicht ist, wird der Follikel gesprengt, und die Larve schwärmt aus. Was aus der „Placenta" wird, ist näher nicht bekannt geworden. Wahrscheinlich wird ein Theil, so wie der zurückgebliebene Follikel, in der Cloakenhöhle allmählich zerfallen und dann durch die Egestionsöffnung ausgestossen werden. Ein anderer Theil, die „Placenta matera", dürfte dagegen nach und nach rückgebildet werden, bis die Cloakenwand ihr normales Aussehen wieder erlangt hat. Bei den einfachen und zusammengesetzten Ascidien, bei denen besondere Einrichtungen zu einer innigen Verbindung der Embryonen mit dem Mutterthier nicht vorhanden sind, brauchen nur die Follikelreste aus den

Atrialräumen später noch entfernt zu werden, damit jede Spur der Brutpflege verwischt werde.

Die Embryonen, die nach Art der *Distaplia* sich in besonderen Brutsäcken entwickeln (vergl. oben, p. 686), werden in diesen vielleicht ebenfalls nicht immer ganz frei und lose daliegen, sondern zuweilen sich in einer ähnlichen Weise befestigen, wie manche Eier in den Atrialräumen mit oder ohne placentaähnliche Bildungen. Bei den Diplosomiden und Didemniden dagegen (siehe oben p. 629 u. 679), deren befruchtete Eier in den gemeinsamen Cellulosemantel des Stockes hineingelangen, dürften „placentare Organe" durchaus fehlen. Die birnförmige Ektodermausstülpung, in die das Ei zunächst hineingeräth, scheint sich bei *Didemnum niveum* sehr bald abzuschnüren und zu zerreissen, wenigstens zeichnet Salensky bereits die Hülle des vierzelligen Stadiums nur noch ganz unvollständig; und auch jede regelmässigere Gruppenbildung von Testazellen, die mit einer fötalen Placenta zu vergleichen wäre, unterbleibt hier. Bei den Diplosomiden (*Diplosoma Listeri*) behält die birnförmige Blase des Ektodermepithels, die das Ei umgiebt, viel länger ihren Zusammenhang mit der Leibeswand. Der Stiel zieht sich zu einer feinen Röhre und endlich zu einem langen, soliden Strang aus, der viel später erst vom Mutterthier sich abtrennt. Allmählich rücken die in Entwickelung begriffenen Eier im Cellulosemantelstiel, der wie ein Funiculus die Einzelthiere des Stockes an dessen gemeinsamer Basalmasse befestigt, hinab (Textfig. 152). Hier machen sie ihre Entwickelung bis zur geschwänzten Larve durch und bleiben während dieser Zeit umhüllt: aussen von einer dickeren oder dünneren Schicht des Cellulosemantels, dann von einem flachen, ektodermalen Epithel und endlich vom Follikelepithel, das von dem Embryo selbst nur durch die Testazellen getrennt ist.

Fig. 152.



Schematischer Längsschnitt durch eine Colonie von *Diplosoma Listeri*. (Nach Salensky.)
c = Cellulosemantel; *cl* = Oeffnung für die gemeinsame Cloakenhöhle des Stockes; *clh* = gemeinsame Cloakenhöhle; *cst* = Stielförmige Fortsetzung des Cellulosemantels der Einzelthiere nach der Basis; *i* = Ingestionsöffnung; *op* = Obere Deckplatte des Cellulosemantels; *ov* = Eier im Cellulosemantel; *up* = Untere Basalplatte des Stockes.

a. Die Furchung.

Die Furchung ist bei allen Ascidieneiern, gleichgiltig, ob sie sich frei im Meerwasser oder innerhalb des mütterlichen Körpers entwickeln, eine totale*). Die erste Theilung zerlegt das Ei in zwei

*) Die Möglichkeit, dass sich vereinzelt auch partielle Furchung finden könnte, wird im Hinblick auf *Pyrosoma* nicht ganz von der Hand zu weisen sein. Die Angabe freilich

gleich grosse Blastomeren. Hin und wieder finden sich zwar kleine Grössenunterschiede vor, sie dürften aber wohl kaum bei einer Art constant auftreten und eine wichtigere Bedeutung besitzen; denn wie zuerst für *Clavelina* nachgewiesen worden ist (Seeliger, Van Beneden und Julin), entspricht die erste Furchungsebene der späteren Medianebene des Embryos, und aus dem Material der beiden ersten Blastomeren baut sich ziemlich genau je eine Körperhälfte der Larve auf. Bedeutender erscheinen allerdings die Differenzen im Volumen der beiden Zellen nach der Darstellung Lacaze-Duthiers' bei *Molgula roscovita*, indessen sind auf dem folgenden vierzelligen Stadium die Grössenunterschiede bereits wieder bis zu einem gewissen Grade, wenn auch freilich noch nicht vollständig, ausgeglichen.

Die zweite Furche kreuzt die erste senkrecht und lässt 4 Blastomeren entstehen: ein vorderes und ein hinteres Paar. Diese sind zumeist mehr oder minder ungleich gross, aber in einigen Fällen scheinen Grössendifferenzen überhaupt nicht vorzukommen. Die Verschiedenheiten der Blastomeren dürften damit im Zusammenhang stehen, dass aus den beiden Zellpaaren ganz verschiedene Körperregionen hervorgehen, nämlich der vordere und hintere Leibesabschnitt. Obwohl ich sehr wohl wusste, dass schon in ganz jungen Embryonen der vordere Körpertheil viel umfangreicher erscheint als der hintere, glaubte ich doch, mich überzeugt zu haben, dass die kleinen Zellen dem vorderen, die beiden grösseren dem hinteren Theil entsprechen. Das scheint vielleicht ein Irrthum gewesen zu sein, denn sowohl Van Beneden und Julin als Samassa orientiren das vierzellige Stadium umgekehrt*).

Wenn die beiden ersten sich senkrecht kreuzenden Furchen meridional verlaufen, ist die dritte, die zu ihnen senkrecht steht, als äquatorial zu bezeichnen. Die Blastomeren, die durch sie gesondert werden, scheinen selbst bei den verschiedenen Eiern einer Art nicht unbedeutende, individuell variirende Grössenverschiedenheiten zu zeigen, die hier nicht näher erörtert werden können. Im Allgemeinen werden durch die Aequatorial-

---

von Maurice und Schulgin, dass das bei *Amaroucium proliferum* der Fall sei, scheint mir in Rücksicht auf die wenig befriedigenden Abbildungen und die nicht genug eingehende Beschreibung bis jetzt unerwiesen.

*) Auch bei *Ciona* liegen nach Castle's ersten Mittheilungen (1894) die beiden kleinen Zellen vorn. In der späteren, ausführlichen Darstellung (1896) tritt das weniger klar hervor, und mehrere Figuren sind entweder so orientirt, dass die beiden kleinen Blastomeren der einen, die grossen der anderen Körperhälfte angehören, oder in der von mir angegebenen Weise, dass die grossen Zellen hinten liegen. Es ist nicht sehr wahrscheinlich, dass bei der stark ausgeprägten bilateralen Symmetrie der Embryonen das die beiden Körperhälften aufbauende Zellmaterial bedeutende Grössenverschiedenheiten zeigen möchte, und andererseits bildet auch Castle das spätere achtzellige Stadium gelegentlich so ab, wie ich es gefunden habe, dass nämlich die beiden grössten Zellen ventral und hinten (nicht vorn) liegen. Aus alledem bin ich geneigt, zu schliessen, dass die ersten Furchungsstadien der Ascidien noch immer nicht in völlig einwandfreier Weise klargelegt sind.

furche 4 kleinere und 4 grössere Zellen getrennt. Bei *Molgula roscovita* sind die Unterschiede ausserordentlich bedeutend. Die vier grossen Zellen enthalten die Dotterkörper, sind ganz undurchsichtig und gelbgrün gefärbt; die anderen betragen im Durchmesser kaum $^1/_6$ der ersteren, sind durchsichtig, hell und vermehren sich rascher als die grossen, einmal durch Theilung der vier zuerst gebildeten, sodann auch, wie es scheint, durch neue Knospung von den grossen dotterreichen aus. Diese dritte Furche scheidet die Bauch- und Rückenseite des Embryos, verläuft also frontal. Sie sondert ziemlich genau das Blastomerenmaterial, aus dem sich die beiden primären Keimblätter aufbauen, und zwar liefern die dorsalen Zellen das innere, die ventralen das äussere Blatt. Seeliger hatte zuerst nachgewiesen, dass es die vier grossen Zellen sind, die ventral liegen und zum Ektoderm werden, während Van Beneden und Julin in herkömmlicher Weise aus den grossen Blastomeren das Entoderm ableiteten*). Obwohl Van Beneden's Auffassung mit den Angaben Davidoff's für *Distaplia magnilarva*, Salensky's für *Diplosoma Listeri* und auch mit den älteren Befunden Lacaze-Duthiers' bei *Molgula* übereinstimmt, hat sie sich doch bei *Clavelina* und *Ciona* nicht bewahrheitet, denn hier sind es unzweifelhaft die vier kleinen, in der Nähe der Richtungskörper dorsal gelegenen Zellen, die das Entoderm liefern. Aus den vier kleinen Zellen geht zwar weiterhin nicht nur der Darmtractus hervor, sondern zum Theil auch Chorda und Mesoderm, aber es sind das doch nur solche Organe, die in der Tiefe liegen, und es scheint niemals ein Zellabkömmling dieser dorsalen Blastomeren an der Oberfläche zu verbleiben und in den Epithelverband des Ektoderms hineinzugelangen. Ebensowenig betheiligt sich umgekehrt eine von den vier ventralen Blastomeren abstammende Zelle an der Bildung des Darmes, wenngleich viele von ihnen während der Gastrulation in die Tiefe rücken, um das Nervensystem und, wie es scheint, zum Theil auch Mesenchym und Musculatur entstehen zu lassen.

Aus dieser Darstellung der ersten Furchungsvorgänge geht hervor, dass die Axe, in der sich die beiden ersten Furchungsebenen schneiden, in Rücksicht auf den späteren Embryo genau dorso-ventral verläuft, und zwar derart, dass der Eipol, in dessen Nähe die Richtungskörper liegen, ungefähr die Mitte des Rückens bestimmt, wo die Entodermzellen sich einstülpen. Gewöhnlich bezeichnet man den Pol, an dem die kleineren Blastomeren auftreten und an dem oft auch die Richtungskörper ausgestossen werden, als den animalen, weil hier häufig zunächst das äussere Blatt und gelegentlich auch das Nervensystem sich sondern. In Rücksicht auf die spätere Bedeutung der hier liegenden Blastomeren als entodermbildende Elemente wäre die Benennung „animaler Pol" für diese Region des Ascidieneies unzutreffend.

*) Meine jetzt durchaus als zutreffend erkannte Angabe scheint damals als so unglaubwürdig gegolten zu haben, dass sie Korschelt und Heider in ihrem ausgezeichneten Lehrbuch gar nicht erwähnten.

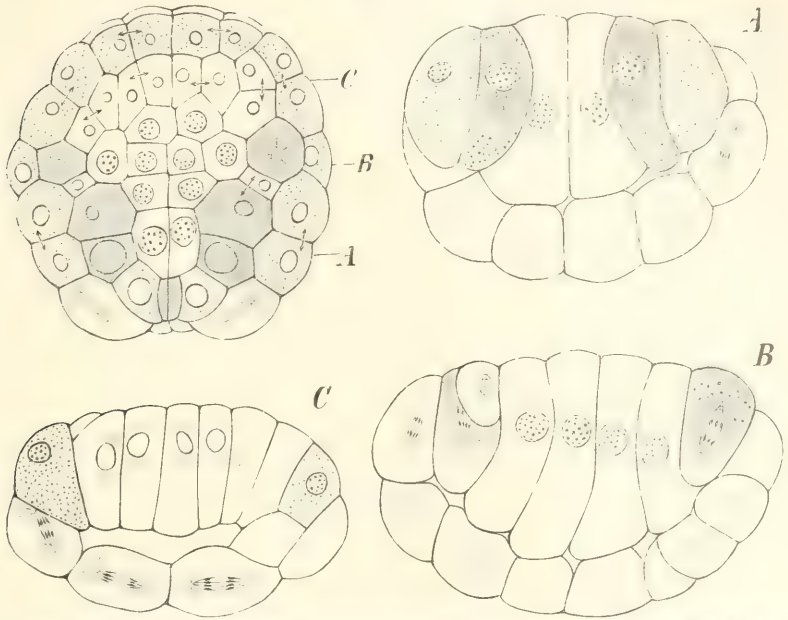
Die auf dem 8zelligen Stadium in der Anordnung der Blastomeren deutlich sich ausprägende Bilateralität des Keims hat Castle veranlasst, nachzuforschen, ob nicht bereits im Ei selbst die späteren Hauptaxen des Körpers nachweisbar seien. Schon früher glaubten Van Beneden und Julin in dem noch ungefurchten Ei aus der Stellung der ersten Furchungsspindel „vorn und hinten" sowie die Seitenregionen der späteren Gastrula erkennen zu können. Castle führt die polare Differenzirung des *Ciona*-Eies auf ein beträchtlich früheres Stadium zurück und erklärte sie aus den Vorgängen der Reifung und Befruchtung. Die Austrittsstelle der Richtungskörper bestimmt den Eipol, an dem die kleinen Entodermzellen sich bilden, also den „vegetativen", ziemlich genau. An der gegenüberliegenden Eiseite dringt das Spermatozoon ein, und hier bildet sich eine reichere Protoplasmaansammlung im Dotter aus. Sie lässt eine ganz feste Lagebeziehung zu den späteren Blastomeren erkennen, denn sie bezeichnet den späteren ventralen und hinteren Theil des Embryos. Da also bereits im befruchteten Ei ventral und dorsal, vorn und hinten unterscheidbar sind, ist auch rechts und links bekannt: das Ei erscheint bilateralsymmetrisch gebaut. (Fig. 13—16 auf Taf. XXVII zeigen einige der ersten Furchungsstadien bis zum 8zelligen Embryo einer *Clavelina*).

Die folgenden Furchungen verlaufen bei den verschiedenen Species verschieden. Sie sind am genauesten für *Clavelina* und namentlich *Ciona* bekannt, aber es liegt nicht im Bereich dieses Werkes, die Einzelheiten dieses Processes darzustellen und auf alle Controversen hinzuweisen. Nur darauf möchte ich an dieser Stelle aufmerksam machen, dass sowohl zwischen den wenigen ersten Blastomeren als auch noch später auf dem Gastrulastadium die einzelnen Elemente durch Zellbrücken verbunden sein können (Hammar). Die ersten 8 Blastomeren theilen sich entweder fast gleichzeitig oder in zwei Etappen, so dass ein nur sehr kurz währendes 12zelliges Stadium dem 16zelligen vorangeht. Noch schärfer als auf dem 8zelligen scheinen in diesem letzteren die Blastomeren in zwei übereinander liegenden Schichten angeordnet, und mit vollem Recht wird man dieses Stadium als eine in der späteren dorso-ventralen Richtung des Embryos zusammengedrückte Blastula oder als eine Placula bezeichnen dürfen, in der die beiden primären Keimblätter wie in einer Gastrula bereits gesondert sind, nur dass noch die Urdarmhöhle fehlt. Bei *Clavelina* fallen die beiden Schichten schon durch Farbenunterschiede auf (Fig. 17, Taf. XXVII); die 8 dorsalen Zellen sind gelblich gefärbt, die 8 ventralen sind durch ihre hellere Färbung leicht kenntlich. Aehnliche Unterschiede bemerkte auch Lacaze-Duthiers bei seiner *Molgula roscorita* bereits auf dem 8zelligen Stadium.

Auch während der folgenden Zelltheilungen erhält sich die Placulaform, ja sie kann sich sogar noch typischer ausprägen, während die Blastomerenzahl zunimmt. Bei *Clavelina* (Fig. 18, Taf. XXVII) ist sie etwa auf dem 48zelligen Stadium sehr gut ausgebildet, und bei *Ciona* zählt der Embryo bereits mehr als 70 Zellen, wenn er noch annähernd gerade ausgebreitet und zweischichtig ist. Wie aber besonders Castle nach-

gewiesen hat, setzt sich keine der beiden Placulaschichten aus gleichartigen Elementen zusammen. In der dorsalen Platte sind schon auf dem 32zelligen Stadium fast alle Zellen gesondert, die später die Chorda und den Darm bilden, und wenig später lassen sich in der ursprünglich ventralen Schicht neben den die ektodermale Leibeswand zusammensetzenden Zellen andere unterscheiden, die weiterhin in das Nervenrohr, beziehungsweise in die Musculatur übergehen. Da die ventrale Zellplatte

Fig. 153.



Placula von 76 Zellen einer *Ciona intestinalis* in Dorsalansicht. (Nach Castle.) $\frac{448}{1}$. Die Zellen, die durch Theilung einer Mutterzelle entstanden, sind durch Pfeile verbunden. *A*, *B* und *C* drei Querschnitte durch ein gleichaltes Stadium; die Regionen, aus denen die Schnitte stammen, sind in der ersten Figur durch die entsprechenden Buchstaben bezeichnet.

grösser ist als die dorsale, ragt sie schon auf jüngeren Stadien, und in älteren ist das in noch viel erheblicherem Masse der Fall, an der ganzen Peripherie über diese hervor (Textfig. 153).

Nicht immer ist die Placulaform so ausgeprägt wie bei *Clavelina* oder *Ciona*, sondern häufig erhält sich der Keim längere Zeit nahezu kugelförmig, und die Blastomeren bilden dann bald nicht nur zwei, sondern mehrere übereinander liegende Schichten. Bei *Distaplia magnilarva* resultirt aus der Eifurchung ein ungefähr kugeliges Stadium, in dem, so wie bei *Clavelina*, die Blastomeren für jedes der beiden primären Keimblätter in je einer Schicht angeordnet sind, und Davidoff nennt den Embryo trotz seiner Kugelform Placula. Sehr bald aber wird das Entoderm zwei- und mehrschichtig, und ganz ebenso ist es bei *Diplosoma Listeri* der Fall (Salensky). Nach Maurice und Schulgin würde bei

Amaroucium ein Placulastadium fehlen, da infolge der meroblastischen Furchung (?) ein unregelmässig angeordnetes, mehrschichtiges Blastomerenmaterial dem ungetheilten Dotter aufliegen soll.

Die ersten Blastomeren reichen nicht immer bis in die Mitte des Keimes, sondern häufig bleibt hier ein centraler oder auch mehr oder minder excentrisch gelagerter Hohlraum bestehen, der bei sämmtlichen Ascidien immer nur sehr wenig umfangreich zu sein scheint und die Furchungshöhle darstellt. Ihre Gestalt ist ziemlich unregelmässig, und häufig ist die Höhle lediglich auf die Lückenräume beschränkt, die zwischen den Berührungsstellen der inneren convex gekrümmten Blastomerenwände frei bleiben müssen. Zuweilen liegen in der Furchungshöhle Testazellen in grösserer oder geringerer Zahl eingeschlossen (*Distaplia magnilarva* nach Davidoff). Sie sind während der allerersten Furchungen zwischen den ersten Blastomeren central zu gewandert und blieben in der Mitte des Keimes liegen, während die Furchungszellen an der Peripherie zu lückenlosen Epithelien sich zusammenschlossen. Auf dem Placulastadium können die beiden Zellschichten sich so innig und fest aneinanderlegen, dass die Furchungshöhle vollkommen schwindet. Der in Fig. 18, Taf. XXVII, abgebildete *Clavelina*-Embryo zeigt nur noch ganz geringe Spuren einer Furchungshöhle, und auf einem wenig älteren Stadium ist von dieser nichts mehr zu sehen.

Die geringe Ausdehnung der Furchungshöhle bedingt es, dass bei den Ascidien eine typische Blastulaform, wie sie von Haeckel als Archiblastula bezeichnet wurde, nicht zur Ausbildung gelangt, obwohl doch häufig die Placula eine durchaus einschichtige Umgrenzung der centralen Höhlung erkennen lässt. Auch wo, wie bei *Distaplia*, die Placula Kugelform zeigt, bleibt die Furchungshöhle winzig klein, und die an gegenüberliegenden Eipolen liegenden Zellen stossen zum Theil in der Mitte aneinander. Die die Furchungshöhle bildenden Lückenräume zwischen den Blastomeren sind wohl nicht nur von reinem Seewasser erfüllt, sondern es scheint, dass sie häufig auch eiweisshaltige Substanzen enthalten. Zum Theil sind diese sicher dadurch entstanden, dass einzelne Testazellen rückgebildet und in eine flüssige, homogene Substanz ganz allmählich übergeführt wurden. Andererseits aber scheint es auch, dass die Blastomeren selbst sich an ihrer Bildung betheiligen, sei es, dass sich kleine Stücke des Zellkörpers abschnüren und dann allmählich zerfallen und sich verflüssigen, sei es, dass die Zellen die Masse einfach ausscheiden, ganz ähnlich wie das Secret von Drüsenzellen.

b. Die Bildung der Gastrula.

Schon auf dem im vorigen Abschnitt beschriebenen Placulastadium fanden wir das Zellmaterial, das die beiden primären Keimblätter liefert, gesondert, und wer auf dieses Moment das Hauptgewicht legt, wird ohne Bedenken bereits diesen jugendlichen Embryo als eine Gastrula bezeichnen.

Da aber eine Urdarmhöhle und ein Blastoporus erst später, und zwar in einer typischen Form, zur Ausbildung gelangen können, wird man erst auf diesem entwickelteren Stadium die Gastrulabildung als vollzogen betrachten dürfen.

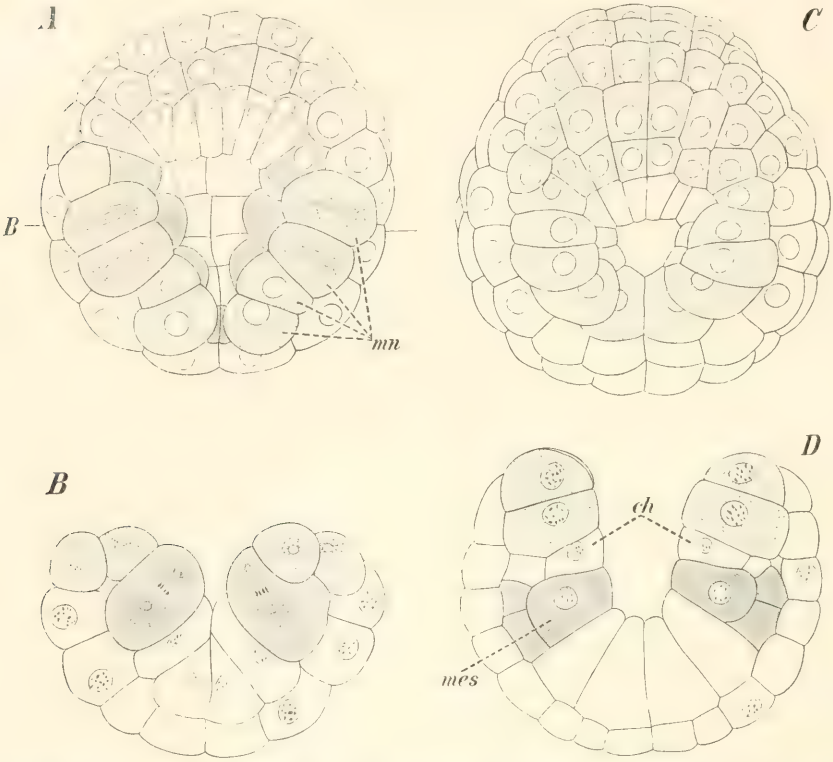
1. Am genauesten untersucht ist dieser Gastrulationsvorgang bei *Clavelina* und *Ciona*, und bei beiden Ascidien stellt er sich weder als eine reine Invagination, wie Kowalevsky und Metschnikoff angenommen hatten, noch als typische Epibolie dar, sondern hält gleichsam die Mitte zwischen beiden (Pseudembolie Davidoff's). Den Beginn der Umwachsung des Entoderms durch das äussere Keimblatt sieht man bereits auf dem zuletzt beschriebenen Placulastadium (Textfig. 153), indem im ganzen Umkreise des Entoderms auf der Dorsalseite Zellen der ursprünglich ventralen Schicht sichtbar werden. Ich hatte bei *Clavelina* beobachtet, dass dieses Hinüberwachsen nach der Rückenseite nicht an allen Stellen gleichmässig schnell erfolgt, sondern dass vorn die Umwachsung am raschesten, hinten nur sehr langsam vorschreitet, und an den Seiten liess sich dann von vorn nach hinten zu eine allmähliche Abnahme des Vorschreitens feststellen. Damit konnte ich die Form des Blastoporus auf verschiedenen Stadien der Gastrulaausbildung in Zusammenhang bringen, denn es zeigte sich der Urmund zuerst weit ausgedehnt über die ganze Rückenseite des Embryos, dann herzförmig, später unregelmässig spaltförmig und endlich als rundliche, kleine Oeffnung am dorsalen Hinterende (vergl. Fig. 12, Taf. XXVII). Während der Verschluss rechts und links im Allgemeinen ganz gleichmässig vorschreitet, so dass auf allen Querschnitten die Symmetrie gewahrt bleibt (Fig. 19, Taf. XXVII), ist vorn und hinten ein wesentlicher Unterschied vorhanden (Fig. 20).

Ganz anders stellt sich, wenigstens auf vielen Stadien, der Gastrulationsprocess nach den Befunden von Van Beneden und Julin dar. Diesen zufolge sollen die 4 dorsalen Blastomeren des 8zelligen Stadiums nicht nur das Entoderm, sondern auch einen Theil des äusseren Keimblatts bilden. Schon während der Furchung und dann auf dem Placulastadium rücken einzelne Derivate der dorsalen Blastomeren auf die Ventralseite, und diese sowohl wie eine Anzahl dorsal, an der Peripherie der Entodermschicht gelegene Elemente sind es hauptsächlich, die später im vollkommen entwickelten Gastrulastadium das Ektoderm der Dorsalseite darstellen. Diesen Unterschied gegenüber meinen Angaben erklärte zuerst Samassa (1894) dadurch, dass die belgischen Forscher in allen frühen Stadien ventral und dorsal verwechselt „und infolgedessen einen Theil des Ektoderms für das gesammte Entoderm, den Rest des Ektoderms aber und das Entoderm für das Ektoderm gehalten haben".

Weitaus am eingehendsten ist die Darstellung, die Castle vom Gastrulationsvorgang der *Ciona* gegeben hat. So wie ich es bei *Clavelina* gefunden hatte, schreitet auch hier der Verschluss des anfänglich mächtigen, die ganze Dorsalseite einnehmenden Blastoporus vorn viel rascher

vor als hinten (vergl. Textfig. 154, *A* u. *C*). Erst später, wenn der Urmund bereits eine kleine, dreieckige, am hinteren Dorsalende gelegene Oeffnung geworden ist, verwachsen seine Ränder zuerst hinten und dann erst vorn. Wenn aber auch der hintere Blastoporus zunächst nur sehr wenig sich nach vorn verschiebt, so erfolgt doch an dieser Stelle in stärkerem Masse als vorn eine Einstülpung solcher Zellen, die von den

Fig. 154.



A Dorsalansicht einer jungen Gastrula von *Ciona intestinalis*. *B* Querschnitt durch dieses Stadium, an der in *A* mit *B* bezeichneten Stelle geführt. *C* Dorsalansicht durch ein vorgeschritteneres Gastrulastadium. *D* Querschnitt einer ähnlichen Gastrula (durch die Mitte des Blastoporus geführt). (Nach Castle). $^{420}/_{1}$. *ch* = Chordabildende Zellen; *mn* = Blastomeren, die sich weiterhin in Muskel- und Nervenzellen sondern; *mes* = Mesenchym.

vier ventralen Blastomeren des 8zelligen Stadiums abstammen. So sieht man in Textfig. 154, *B*, die auf der Dorsalseite der Gastrula am weitesten gegen die Medianebene vorgerückten Ektodermzellen vorn noch ziemlich weit voneinander entfernt, während in der hintersten Blastoporusregion einzelne Ektodermzellen fast bis zur Mittellinie gelangt sind und sich gleichzeitig in die Tiefe gesenkt haben, so dass sie von den mehr seitlich gelegenen Zellen zum grossen Theil bereits überdeckt werden. In einer älteren Gastrula ist die Zahl der in die Tiefe gerückten Zellen der ursprünglich ventralen Schicht nicht nur am Hinterende grösser geworden,

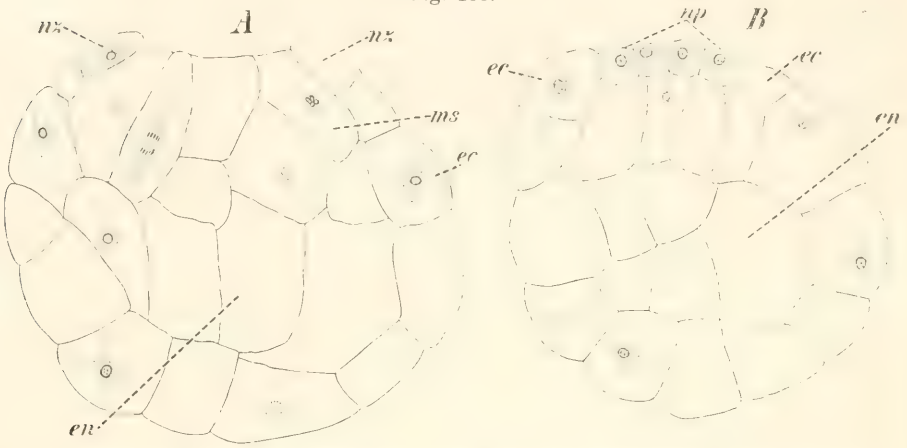
sondern auch weiter vorn haben sich solche Zellen eingestülpt, so dass sie ihrer allgemeinen Lage nach sich ganz so wie Entodermzellen zu verhalten scheinen (Textfig. 154, *D*). Doch können sie in Rücksicht auf ihr weiteres Schicksal nicht ohne Weiteres dem inneren Keimblatt zugezählt werden, denn zum Theil bilden sie das spätere Nervenrohr des Embryos, zum andern Theil freilich auch die Musculatur und selbst Partien des Mesenchyms. Auffallend erscheint allerdings in der von Castle gegebenen Darstellung, dass an einer bestimmten Stelle eine Verlagerung der Zellen eintreten muss, denn in der zuletzt erwähnten Abbildung sieht man Derivate der ventralen Blastomeren, die das Mesoderm bilden helfen *(mes)*, tiefer in die Urdarmhöhle eingestülpt als gewisse, die Chorda bildende Elemente, die von allem Anfang an dorsal lagen *(ch)*. Von weittragender Bedeutung ist aber gerade das Ergebniss von Castle's Untersuchung, dass solche Zellen, die den ursprünglichen Lagebeziehungen und auch dem histologischen Verhalten nach eine nähere Verwandtschaft mit dem äusseren Blatt zeigen, in die Tiefe rücken und den grössten Theil des Mesoderms liefern. Dadurch erscheint der embolische Process gegenüber dem epibolischen viel mehr in den Vordergrund gerückt, als es bei *Clavelina* der Fall ist, bei welcher die das innere Blatt umwachsenden Zellen der ventralen Placulaplatte nur zur Bildung des Nervenrohres sich einsenken und im Uebrigen ganz an der Oberfläche des jungen Embryos liegen bleiben (Seeliger, Van Beneden und Julin).

2. Während sowohl bei *Clavelina* als auch bei *Ciona* die dorsal sich einstülpenden und vom Ektoderm umwachsenen Entodermzellen eine verhältnissmässig umfangreiche Urdarmhöhle umschliessen, die auch in der vollkommen entwickelten Gastrula nachweisbar bleibt, tritt bei anderen Ascidien die Embolie des Entoderms und daher auch die frühzeitige Ausbildung einer Urdarmhöhle fast ganz zurück, und die Gastrulabildung erfolgt vornehmlich durch Epibolie. Davidoff hat zuerst auf ein derartiges Verhalten bei *Distaplia magnilarva* hingewiesen. Bei dieser Ascidie erfolgt im gesammten vorderen Theile des Embryos eine typische Umwachsung des Entoderms durch das dorsalwärts und von vorn nach hinten zu sich vorschiebende Ektoderm. Dieses stellt allenthalben ein einschichtiges Epithel dar, während die Entodermzellen sich rasch theilen, unsymmetrisch gegeneinander verschieben und eine solide, jedes Binnenraumes entbehrende Masse bilden (Textfig. 155). Im hinteren Embryonalabschnitt tritt der epibolische Process nicht in der gleichen Weise als alleinherrschend hervor, denn hier buchtet sich gleichzeitig das Entoderm an einer beschränkten Stelle nach innen zu ein und lässt eine kleine, nach aussen geöffnete Grube, die „Pseudogastralhöhle" entstehen, die von Davidoff als die rudimentäre Urdarmhöhle aufgefasst wird. Die Pseudogastralhöhle hat aber nur transitorische Bedeutung, denn sie verschwindet bald wieder, indem die Zellen ihrer Wand zusammenrücken und das Lumen vollständig ausfüllen. Eine wahre Urdarmhöhle fehlt daher bei

Distaplia, und nach Vollendung der Gastrulation bleibt der Embryo eine Zeit lang als ein ganz solides Gebilde ohne centralen Hohlraum bestehen (Sterrogastrula). Immerhin aber glaubt Davidoff, den vorderen und hinteren Theil der Gastrula als „epibolische" und „pseudembolische" Hälfte unterscheiden zu müssen.

Bei anderen Synascidien scheint im Verlaufe der Gastrulabildung gar keine Andeutung eines embolischen Processes mehr vorhanden zu sein, die „Pseudogastralhöhle" fehlt, die Gastrula ist eine typische Sterrogastrula und entsteht durch Epibolie (*Didemnum niveum*, *Diplosoma Listeri*).

Fig. 155.



Zwei Querschnitte durch eine junge Gastrula der *Distaplia magnilarva*. (Nach Davidoff.) $^{142}/_{1}$. In *A* ist der Schnitt etwas hinter der Mitte, in *B* noch weiter hinten geführt. *ec* = Ektoderm; *en* = Entoderm, solid und mehrschichtig; *ms* = Mesenchymzellen; *np* = Nervenplatte; *nz* = Nervenzellen, später die Platte bildend.

Bei *Diplosoma* deutet Salensky eine kleine, von Testazellen erfüllte Grube im Entoderm nicht als Pseudogastralhöhle im Sinne Davidoff's, sondern als eine zufällige, durch den Druck der Testazellen entstandene Bildung.

Alle Gastrulaformen der Ascidien, die jüngeren sowohl als auch ganz besonders die älteren, sind dadurch ausgezeichnet, dass sich in ihnen bereits sehr verchieden differenzirte Zellen vorfinden, aus denen weiterhin verschiedene Organe und Gewebe ihren Ursprung nehmen. Dorsal liegt im Ektoderm in der Umgebung des Blastoporus eine hufeisenförmige Zellplatte (Textfig. 154, *A* u. *C*), die schon ältere Beobachter bemerkt und von dem übrigen Ektodermepithel histologisch verschieden gefunden haben. Es ist gewiss, dass aus diesen Zellen die Nervenplatte und später das Nervenrohr hervorgeht, vielleicht aber doch noch zweifelhaft, ob — wie Castle behauptet — auch die Schwanzmusculatur. Im eingestülpten inneren Blatt, das als primäres Entoderm bezeichnet wird, ist die histologische Differenzirung noch reicher. Die meisten Zellen, namentlich im vorderen Abschnitt, zeigen das normale Aussehen dotterreicher Entodermzellen, die später den Darm zu

bilden haben; gewisse Elemente unterscheiden sich von diesen durch die Form und Lage und erweisen sich als die Anlage zur Chorda (Fig. 21, Taf. XXVII), und an bestimmten Stellen endlich liegen im Entoderm die Mutterzellen für das Mesenchym, die allerdings auf jungen Stadien zumeist von den benachbarten Elementen histologisch sich kaum unterscheiden lassen (Textfig. 154). In dieser Beziehung kennzeichnet sich also die Entwickelung der Ascidien durch ein Vorauseilen der histologischen Sonderung gegenüber der anatomischen Gliederung des Embryos. Die Unterschiede im histologischen Verhalten der Gastrula einer Ascidie und des *Amphioxus* sind unverkennbar, denn in dieser herrscht eine auffallende Gleichförmigkeit in beiden Keimblättern. Die frühzeitige histologische Differenzirung im Ascidienkeim ermöglicht es, mit grösserer Sicherheit als anderswo die verschiedenen Organe des ausgebildeten Thieres bis in sehr frühe Embryonalstadien zurückzuverfolgen und von bestimmten Blastomeren und Blastomerengruppen abzuleiten.

c. Die Bildung des Mesoderms.

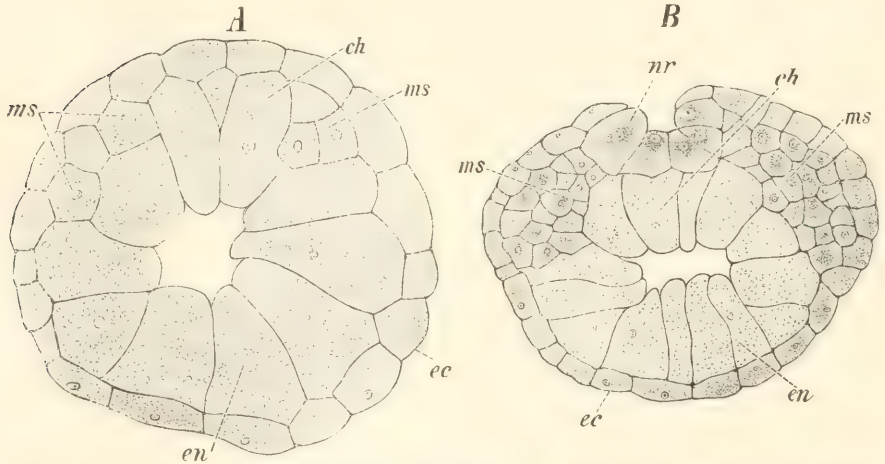
Die ersten ausführlicheren, freilich nicht zutreffenden Angaben über die Entstehung des Mesoderms im Ascidienembryo rühren von Kupffer (1870) her. Nach ihm stellt der Keim der *Ciona canina* nach Ablauf des Furchungsprocesses eine mehrschichtige Zellenmasse mit sehr kleiner Furchungshöhle dar. Somit liegen gleich von allem Anfang an, nachdem die Gastrulaeinstülpung erfolgt ist, zwischen dem äusseren und inneren Epithel Blastomeren, die weiterhin mesodermales Gewebe hervorgehen lassen. Ausserdem aber lösen sich später noch aus der äusseren Schicht des inzwischen mehrschichtig gewordenen „Darmsackes" Zellen ab, um das Material für Herz und Blutelemente zu liefern. Ganz anders stellt sich die Bildung des mittleren Blattet nach den Befunden Kowalevsky's (1871), Metschnikoff's*) (1872, 1882) und Seeliger's (1884) bei *Phallusia* und *Clavelina* dar. Darnach ist das Mesoderm entodermalen Ursprungs und besteht aus zwei symmetrisch gelegenen Zellstreifen, die im vorderen Körpertheil des Embryos mehrschichtig, im hinteren nur einschichtig und hier in der Regel drei Zellen breit sind. Die vorderen Mesodermzellen lösen sich bald aus ihrem Zusammenhang, runden sich ab und werden zu Blut- und Bindegewebszellen; die hinteren bilden die Schwanzmusculatur.

Allgemeine Aufmerksamkeit erregte es, als Van Beneden und Julin (1884, 1886) das Mesoderm der *Clavelina* auf paarige Ausstülpungen des Entoderms zurückführten, die durchaus den echten Cölomdivertikeln der

*) Es erscheint mir nicht überflüssig, an dieser Stelle darauf aufmerksam zu machen, dass Metschnikoff zuerst (1869) das Nervenrohr und die Schwanzmusculatur des Embryos aus einer gemeinsamen Anlage ableitete, die sich in zwei Partien spaltet. Er hat später diese Ansicht fallen lassen, und es ist daher um so bemerkenswerther, dass im Jahre 1896 Castle die alte Metschnikoff'sche Auffassung im Wesentlichen bestätigte.

Hertwig'schen Cölomaten gleichwerthig sein sollten. Wenn noch der Blastoporus als eine kleine Oeffnung am Hinterende besteht (Fig. 21, Taf. XXVII), treten weiter vorn die beiden Urdarmdivertikel, und zwar dorsal und seitlich neben der Chordaanlage auf (Fig. 9, Taf. XXIX). Die Zellen, die die Ausstülpungen bilden, sind kleiner als die anderen Entodermzellen, haben also bereits mehr Theilungen durchgemacht als diese, und der von ihnen umschlossene Raum ist als eine enterocöle Leibeshöhle zu betrachten, die allerdings später wieder vollständig schwindet. Damit schienen die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen der Ascidien zu Vertebraten und im Besonderen zu *Amphioxus* noch fester begründet und sicherer erwiesen zu sein. Leider hat aber kein späterer Beobachter, trotz aller darauf verwendeten Mühe und Sorgfalt, diese Cölomdivertikel wiederfinden können, weder bei der *Clavelina*, noch auch bei irgend einer anderen einfachen oder zusammengesetzten Ascidie. Es liegt daher die Vermuthung nahe, dass die belgischen Autoren beim Suchen nach Cölomdivertikeln im Ascidienembryo durch künstlich auftretende Rupturen und Lückenräume zwischen den Zellen sich haben täuschen lassen.

Fig. 156.



A Querschnitt durch eine *Clavelina*-Gastrula mit kleinem Blastoporus. $^{250}/_{1}$. *B* Querschnitt ungefähr durch die Mitte eines älteren Stadiums; Blastoporus bereits geschlossen, Hintertheil der Medullarrinne bereits zum Nervenrohr umgebildet. Ca. $^{250}/_{1}$. (Nach Davidoff.) *ch* = Chorda; *ec* = Ektoderm; *en* = Entoderm; *ms* = Mesenchym; *nr* = Nervenrinne, weiter hinten bereits zum Rohr geschlossen.

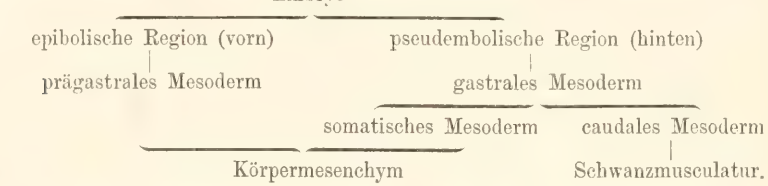
Davidoff, der wenige Jahre später ebenfalls *Clavelina Rissoana* untersuchte, fand die Mesodermbildung ganz anders verlaufend. Um die Unterschiede klar hervortreten zu lassen, habe ich zwei Copien von Davidoff's Zeichnungen, die alle ein vorzüglich conservirtes Material bezeugen, als Textfig. 156 hier eingefügt. In *A* sieht man ein sehr frühes Stadium; dorsal, rechts und links von der Chorda, liegen an der

Aussenseite des Entoderms, dem Ektoderm dicht angeschmiegt, einige wenige Mesodermzellen, die ihren Ursprung aus dem inneren Blatt deutlich erkennen lassen. Dieses Stadium ist jünger als das oben erwähnte, auf dem Van Beneden und Julin die Cölomdivertikel zu erkennen meinten, und beweist, dass die ersten Mesodermzellen zweifellos nicht aus Entodermdivertikeln hervorgehen können. Vielmehr entsteht das Mesoderm nach den Beobachtungen von Davidoff jederseits in der ganzen Länge des Embryos durch Theilung der Entodermzellen als eine einschichtige Lage von wenigen Zellen. Durch rasche Vermehrung wird das Mesenchym in der vorderen Region bald mehrschichtig. Der einzige Unterschied gegenüber den älteren Angaben Seeliger's besteht darin, dass niemals Entodermzellen, die sich an der Begrenzung des Urdarmlumens betheiligt haben, aus dem Epithelverbande austreten und ganz zu Mesodermelementen sich auftheilen sollen. Doch fällt dieser Gegensatz in den Befunden im Vergleich zu der hohen Uebereinstimmung in allen wesentlichen Puncten kaum ins Gewicht.

Auch Salensky schildert die Mesodermbildung bei einigen Synascidien (*Diplosoma Listeri*, *Didemnum niveum*) im Wesentlichen in der gleichen Weise. Befremdend erscheint bloss das Eine, dass jeder Mesodermstreifen bei *Diplosoma* in letzter Instanz aus einer einzigen Urmesodermzelle seinen Ursprung nehmen soll. Schon auf sehr frühen Embryonalstadien sollen die beiden Urmesodermzellen am Hinterende des Keimes, noch im epithelialen Verband des Entoderms ruhend, erkennbar sein. Etwas Aehnliches ist bei keiner anderen Tunicate bekannt, und überall nimmt das mittlere Blatt aus zahlreichen, über eine grössere Strecke vertheilten Entodermzellen seine Entstehung.

Die Darstellung, die Davidoff von der Mesodermbildung bei *Distaplia magnilarva* gegeben hat, lässt sich ebenfalls mit den Befunden bei *Clavelina* sehr gut in Uebereinstimmung bringen, und nur auf den ersten Anblick scheint es, als ob die Vorgänge sehr eigenartig verlaufen möchten. Die Besonderheiten erklären sich aus dem Verhalten des Entoderms, das wir schon zu Beginn des Gastrulationsvorgangs als eine solide, vielzellige Masse beobachten konnten (vergl. oben p. 743). Ungefähr in der Mitte dieser tritt später eine zunächst nur kleine Darmhöhle auf (Textfig. 159, *B*), während im vordersten Embryonaltheil, in dem sich nach Davidoff die Gastrula vorher durch reine Epibolie gebildet hatte, eine solide Entodermmasse bestehen bleibt. Im hinteren, sogenannten pseudembolischen Theil des Keimes entsteht das „gastrale oder axiale" Mesoderm aus paarigen, bilateralen Anlagen von Entodermzellen (Textfig. 155), die unter der Nervenplatte liegen. Diese functioniren gewissermassen als Mutterzellen für das Mesoderm, sie produciren nur Mesodermelemente, bleiben aber selbst als wahre Entodermzellen (?) bestehen. Später scheidet sich das gastrale Mesoderm in einen hinteren, caudalen, und einen vorderen Abschnitt, das sogenannte somatische Mesoderm. Im vorderen, epibolischen Gastrulaabschnitt bildet sich das „prägastrale

oder secundäre" Mesoderm erst etwas später aus, und zwar entsteht es unsymmetrisch und nicht bilateral aus den vorderen, solid und mehrschichtig angeordneten Entodermzellen (sogenanntes prägastrales Entoderm), die nach und nach unter mehrfachen Theilungen sich vollständig in Mesenchym auflösen. Dieses Mesenchym stimmt durchaus mit dem vorderen gastralen Mesoderm, dem somatischen, überein, und beide vereinigen sich auch zur Bildung des einheitlichen Körpermesenchyms. In einer übersichtlichen Weise lässt sich der Vorgang der Mesodermbildung bei *Distaplia* durch folgendes Schema darstellen:

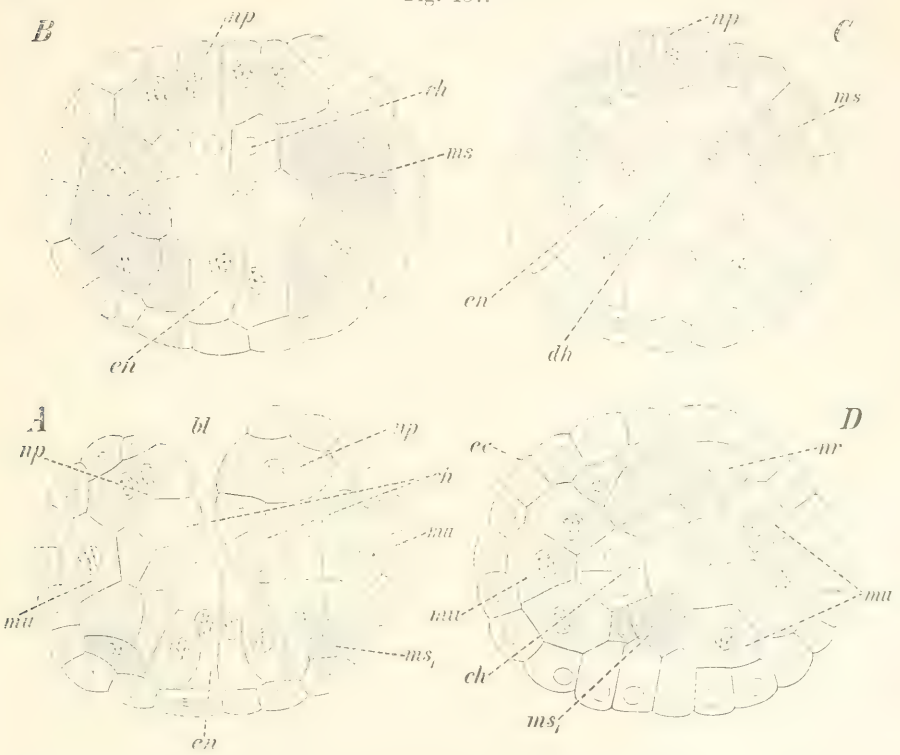


Es ist oben schon betont worden, dass die Entstehung des Mesoderms bei *Distaplia* nur scheinbar zu dem für *Clavelina* festgestellten Bildungsmodus in Widerspruch steht; im Wesentlichen stimmen beide Vorgänge überein. Das Mesoderm bildet sich in allen Fällen auf jeder Seite aus dem inneren Keimblatt, und bei *Distaplia* besteht nur im vordersten Körperabschnitt die erwähnte Unregelmässigkeit, die als eine Folge secundärer cenogenetischer Vorgänge unschwer zu erkennen ist. Sie wird bedingt durch das Verhalten des inneren Blattes an den betreffenden Stellen. Würde sich hier, wie bei anderen Ascidien, eine umfangreiche Urdarmhöhle ausbreiten, so würden jederseits die Mesodermstreifen als einheitliche, durch den ganzen Embryo sich hindurch erstreckende Gebilde deutlicher hervortreten, und die Anlage des mittleren Blattes wäre dann durchaus symmetrisch.

Symmetrisch bildet sich zwar auch das Mesoderm der *Ciona*, aber nach der letzten ausführlichen Darstellung Castle's unterscheidet sich doch der Vorgang von allen andern bisher bekannt gewordenen dadurch, dass die Mesodermanlage weder rechts noch links einheitlich ist, sondern sich aus ganz verschiedenen Zellen zusammensetzt. Genetisch verschieden sollen sich das Mesoderm des Hinterabschnitts, das die Schwanzmusculatur liefert, und das Mesenchym des vorderen Abschnitts verhalten. Das Auffallendste liegt, wie mir scheint, darin, dass — worauf schon oben (p. 745) in einer Anmerkung kurz hingewiesen wurde — die mesodermale Schwanzmusculatur und das Nervenrohr des hinteren Embryonalkörpers aus einer gemeinsamen, am Blastoporus gelegenen Zellgruppe hervorgehen. Schon auf jungen Gastrulastadien (Textfig. 154, *A* u. *C*) erscheinen diese Mutterzellen für das Nervensystem und die Schwanzmusculatur in hufeisenförmiger Anordnung um den Blastoporus und von den übrigen Ektodermzellen histologisch ziemlich deutlich verschieden. Während die vorderen wahrscheinlich weiterhin nur in die Nervenplatte

übergehen, enthalten die jederseits weiter hinten gelegenen *(mm)* die Anlagen für Musculatur und Nervenrohr noch vereinigt und ungetheilt. Erst weit später (Textfig. 157, *A* u. *D*), nachdem mehrere Zelltheilungen eingetreten sind, erscheinen Muskelzellen und Nervenzellen gesondert; aber trotz ihrer später so verschiedenen Functionen gleichen sie sich doch anfänglich histologisch in sehr hohem Grade. Alle diese Elemente

Fig. 157.



Vier Querschnitte durch Embryonen von *Ciona intestinalis*. (Nach Castle.) $^{560}/_{1}$. *A* Schnitt durch den Blastoporus, *B* Schnitt ungefähr durch die Mitte, *C* Schnitt durch den Vordertheil eines Stadiums, das etwa dem in Textfig. 158, I, im Längsschnitt abgebildeten entspricht. *D* Schnitt durch das Hinterende eines beträchtlich älteren Embryos. *bl* = Blastoporus; *ch* = Chordazellen; *dh* = Darmhöhle; *en* = Entoderm oder darmbildende Zellen; *ms* = Mesenchym; *ms,* = Mesenchymzellen im späteren Schwanzabschnitt; *mu* = Schwanzmusculatur; *np* = Nervenplatte resp. die sie bildenden Nervenzellen; *nr* = Nervenrohr.

stammen in letzter Instanz aus den beiden hinteren ventralen Blastomeren des 8zelligen Furchungsstadiums, die dem äusseren Keimblatt zugehören, und daraus ergiebt sich der überraschende Schluss, dass nach Castle die Schwanzmusculatur der Ascidienlarve vom Ektoderm aus gebildet wird.

Auch das Mesenchym des Vorderkörpers soll nach Castle nicht aus einer ganz einheitlichen Anlage hervorgehen. Auffallend erscheint es, dass die das Mesenchym bildenden Zellen bei *Ciona* sich sehr frühzeitig

differenziren und bei den folgenden Theilungen keine Zellen mehr hervorgehen lassen, die noch zu anderen Geweben als nicht mesenchymatösen werden könnten. Schon auf dem 48zelligen Furchungsstadium sind die meisten Mesenchymmutterzellen gesondert, und auf den ersten Gastrulastadien scheinen es sämmtliche zu sein. In den Textfiguren 153, 154 und 157 sind die Mesenchymzellen durch den dunkleren Ton von allen anderen Elementen leicht unterscheidbar dargestellt. Die in Fig. 153 abgebildete Placula scheint nur noch ein Zellpaar (die dorsalen Seitenzellen in Fig. *B*) zu besitzen, in welchem die Anlagen für Mesenchym- und Ektodermelementen noch vereinigt sind. Aus der Abbildung, die Castle gegeben hat, lässt sich ohne Weiteres entnehmen, dass Abkömmlinge sowohl der vier ventralen wie der vier dorsalen Blastomeren des 8zelligen Stadiums zu Mesenchymzellen werden, dass also die einen dieser letzteren dem Ektoderm, die anderen, weniger zahlreichen, dem Entoderm näher verwandt sind. Doch prägt sich dieser Unterschied in der Herkunft der Mesenchymzellen in ihrer histologischen Beschaffenheit nicht aus, wie sich namentlich aus Textfig. 157 entnehmen lässt. Im Gegensatz ferner zu dem, was aus der Entwickelung von anderen Ascidien bekannt geworden ist, sollen bei *Ciona* auch noch im hintersten Embryonalabschnitt neben der Schwanzmusculatur Mesenchymzellen in grösserer oder geringerer Zahl vorkommen (Textfig. 157, *A* u. *D*). Es würde sich das daraus erklären, dass bei *Ciona* das Mesenchym nicht einfach den vordersten, die Schwanzmusculatur den hintersten Abschnitt einer ursprünglich einheitlichen Mesodermanlage darstellen, sondern dass diese beiden Theile sich aus ganz verschiedenen embryonalen Zellgruppen herleiten, die im Hinterende der Gastrula nebeneinander liegen können.

Diese Eigenthümlichkeiten, die die Mesodermbildung der *Ciona* auszeichnen sollen, lassen vielleicht den Wunsch nach einer erneuerten Prüfung dieser Entwickelungsvorgänge, die von anderer Seite bisher keine Bestätigung erfahren haben, nicht ungerechtfertigt erscheinen.

4. Die Umbildung der Gastrula zum jungen geschwänzten Embryo.

Zuweilen erweist sich das Hinterende schon älterer Gastrulastadien mehr oder minder deutlich verjüngt, so dass der Embryo etwa ein birnförmiges Aussehen zeigt. Nach Verschluss des Blastoporus prägt sich der Gegensatz zwischen dem Vorder- und Hinterabschnitt immer schärfer aus, und bald erscheint dieser wie ein gebogener, hornähnlicher Anhang an dem umfangreicheren Vorderkörper. Die Organisation beider Abschnitte ist eine völlig verschiedene, denn der hintere stellt lediglich die Anlage des Ruderschwanzes dar und enthält kein Darmlumen, sondern ausser dem Stützorgan nur die die Locomotion besorgende Musculatur und einen Theil des Nervensystems. Die Grenze zwischen Rumpf und Schwanz ist insofern keine ganz scharfe, als Chorda und Musculatur sich häufig

ziemlich weit nach vorn in den vorderen, das Darmrohr beherbergenden Theil hinein erstrecken. Anfänglich krümmt sich der Schwanzanhang ziemlich regelmässig in der Art, dass er, ohne aus der Medianebene in auffallender Weise herauszutreten, seine Ventralseite der Bauchseite des Rumpfabschnittes anschmiegt (Fig. 1 u. 2, Taf. XXVIII). Wenn er später eine ansehnlichere Länge erreicht hat, treten in der Regel mehr oder minder auffallende Störungen des symmetrischen Verhaltens ein, und häufig *(Clavelina)* wächst das Schwanzende nach der rechten Körperseite hinüber, um eine unregelmässige Spiraltour auszuführen. Gleichzeitig erfolgt eine Drehung des Schwanzes um die eigene Axe, eine Drehung, die aber höchstens 90° beträgt und die ursprünglich dorsal gelegene Region nach links, die ventrale nach rechts hinüberrücken lässt. Im Querschnitt erscheint die Schwanzanlage zumeist ausgesprochen drehrund, im entwickelten Zustand allerdings, nach Ausbildung des Cellulosemantels, ist die Gestalt des Ruderorgans eine andere.

Die Entwickelungsperiode, die in diesem Abschnitt geschildert werden soll, wird demnach in erster Linie durch die Sonderung des anfänglich einheitlichen Embryonalkörpers in zwei Abschnitte gekennzeichnet, und diese wird bedingt durch die Entwickelung der Chorda und Musculatur im hinteren, durch das Auftreten der Entodermhöhle im vorderen Theil. Von wesentlicher Bedeutung für die Embryonen dieser Stadien ist das Auftreten des primären Nervenrohres auf der Dorsalseite, und zwar erfolgt die Bildung auf der ganzen Länge des Keimes im Bereiche beider Leibesabschnitte.

a. Der Verschluss des Blastoporus und die Entstehung des Nervenrohres.

Den Blastoporus vorgerückterer Gastrulastadien fanden wir oben als eine kleine Oeffnung auf der hinteren Dorsalseite des Keimes. Schon in jüngeren Embryonen (vergl. Textfig. 154, *C*, p. 742) erscheint der ganze Blastoporus von den das Nervensystem bildenden Zellen umgeben, und vor dem Urmund stellen diese eine besondere, noch ganz im Verband des Ektoderms gelegene Zellplatte dar, die sich bis ins Vorderende erstreckt. Die Art und Weise, wie der Blastoporus sich schliesst, hängt eng zusammen mit der Bildung der Nervenplatte und deren Umgestaltung zum Neuralrohr, und es ist das Verdienst von Kowalevsky (1871), zuerst nachgewiesen zu haben, dass bei *Phallusia* während einer bestimmten Periode der alte Blastoporus bestehen bleibt und eine Verbindung zwischen der Urdarmhöhle und dem hinteren Ende des im Endstehen begriffenen Nervenrohres darstellt. Diese Communication, der Neurointestinalcanal, findet sich in durchaus der gleichen Weise beim *Amphioxus*, nur erhält sie sich hier längere Zeit offen. Noch in seiner ersten Arbeit nahm Kowalevsky (1866) an, dass der Gastrulamund sich schliesst, dass aber an derselben Stelle die Analöffnung entstehe, während Metschnikoff die Ascidiengastrula für eine orale hielt. Kupffer hat, wie Metschni-

koff, vorn und hinten im Embryo verwechselt und den Blastoporus an das Vorderende verlegt, dem gegenüber hinten der Schwanz hervorwachsen sollte. Metschnikoff hat sich später (1872) vollständig der richtigen Darstellung Kowalevsky's angeschlossen, und diese wird jetzt, insoweit sie die Lagebeziehungen des Blastoporusrestes betrifft, von keiner Seite mehr bestritten. Nur insofern lauten die Angaben der Autoren über die verschiedenen Ascidienarten verschieden, als bei manchen Formen der Blastoporus sich sehr frühzeitig vollständig schliesst, bevor noch ein wirkliches Nervenrohr entwickelt ist, und dann kann ein wahrer Neurointestinalcanal nicht zur Ausbildung gelangen.

Bei der Bildung des primären Nervenrohrs des Embryos lassen sich zwei Entwickelungsphasen unterscheiden: erstens die Entstehung der Nervenplatte und zweitens die Umbildung der Platte zur Röhre. Wenn auch beide Vorgänge ganz allmählich und ohne scharfe Trennung ineinander übergehen, wird es sich doch empfehlen, im Interesse einer leichteren Verständlichkeit des ziemlich verwickelten Entwickelungsverlaufs sie hier möglichst auseinanderzuhalten.

1. In genau der gleichen Weise, in welcher der über die ganze Rückenseite ausgebreitete Blastoporus der jungen Embryonen sich schliesst, schreitet die Ausbildung der Neuralplatte von den Seiten nach der Medianebene zu und vor allem von vorn nach hinten zu vor, denn es ist, wie erwähnt, der Urmundrand von den später das Nervensystem bildenden Zellen umgeben. Diese schliessen sich daher zuerst vorn, vor dem Blastoporus, in der Medianebene zur Bildung einer einschichtigen Nervenplatte zusammen, während sie weiter hinten, rechts und links vom medianen Urmund, jederseits als ein seitlicher Streifen zu erkennen sind. Die Nervenanlage hat daher auf diesem Stadium etwa Hufeisenform. In jüngeren Embryonen scheinen zuweilen die beiden Schenkel des Hufeisens hinten frei zu endigen, später aber finden sich auch hinter dem Blastoporus Nervenzellen, und die ganze Anlage hat damit eine vollkommene Ringform gewonnen. Allerdings ist der Zellring vorn am breitesten, hinten und seitlich viel schmäler. Ist der Blastoporus zu einer winzigen Perforation am dorsalen Hinterende des Embryos geworden, so haben sich auch die seitlichen Theile des Zellrings zur Nervenplatte median verbunden, und schliesslich folgen auch die hintersten Nervenzellen nach, so dass die mediane Platte vollständig ausgebildet erscheint. Darin, dass diese Zellen durchaus dem äusseren Keimblatt zuzurechnen sind, stimmen alle Autoren überein.

Nach Davidoff besteht bei *Distaplia magnilarva* dieser den Blastoporus von allem Anfang an vollkommen umschliessende Nervenzellring zunächst nur aus einer einzigen Zellreihe, und die Elemente stimmen in Grösse und Configuration noch mit den benachbarten Ektodermzellen überein. „Später aber, noch vor der vollkommenen Ausbildung der Nervenplatte, theilen sich diese Zellen, und so entstehen jederseits zwei Reihen von Nervenzellen, so dass auf dem Querschnitte die Nervenplatte

Erklärung von Tafel XXIX.

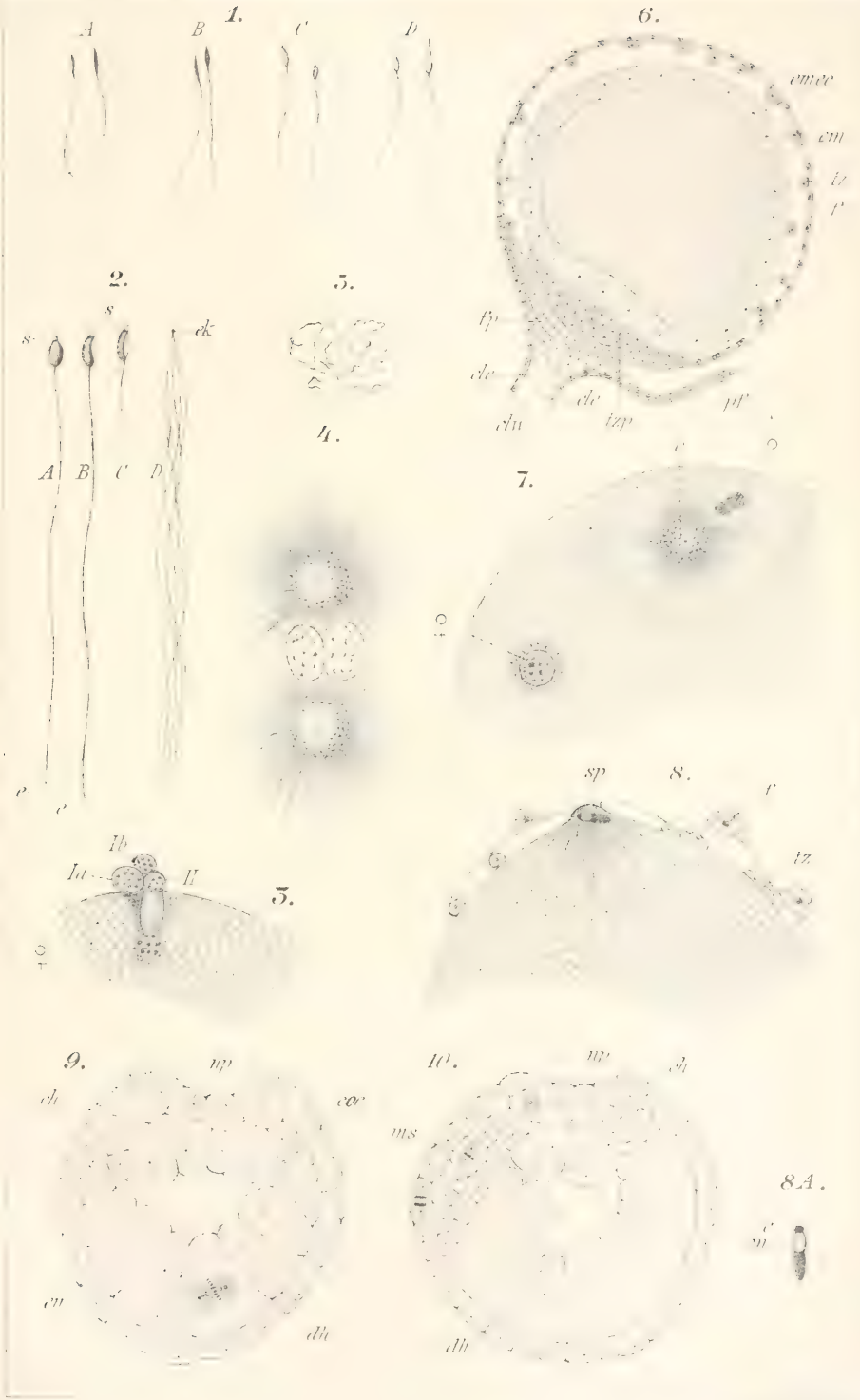
Ascidien.

Fig.

1. Spermatozoen verschiedener Ascidien. $\frac{1}{1}$.
   A. Zwei Spermatozoen von *Polycarpa varians*. (Nach Roule.)
   B. Spermatozoen von *Styela plicata*. (Nach Roule.)
   C. Spermatozoen von *Cynthia papillosa*. (Nach Roule.)
   D. Spermatozoen von *Molgula roscovita*. (Nach Lacaze-Duthiers.)
2. Spermatozoen von *Ciona intestinalis*. (Nach Ballowitz.) Winkel homog. Immers. $\frac{1}{24}$.
   A. Spermatosom (Kopf in Flächenansicht) nach Behandlung mit Osmiumsäuredämpfen.
   B. Spermatosom nach gleicher Fixirung, Kopf in Kantenansicht.
   C. Vorderstück eines Spermatozoons nach Gentianafärbung; nach einem Canadabalsampräparat gezeichnet.
   D. Fibrillärer Zerfall des Axenfadens der Geissel, nach Maceration in 3 % Chlornatriumlösung.
   e = Endstück des Axenfadens; *ek* = Endknopf des Axenfadens.
   s = Spitzenstück des Kopfes.
3. Ei der *Phallusia mammillata* mit Richtungskörpern. (Nach Hill.)
   Ia u. Ib. Die beiden Tochterzellen des ersten Richtungskörpers. II. Zweites Richtungskörperchen in Bildung. ♀ = weiblicher Vorkern.
4. Copulation der beiden Vorkerne im *Phallusia*-Ei. (Nach Hill.)
5. Ei- und Spermakern der *Ciona intestinalis* in Contact; beide in der Knäuelphase. (Nach Boveri.) Zeiss Immers. K.
6. Schematische Darstellung der Befestigung eines *Fragarium*-Embryos an der Wand des Brutraumes. Placentabildung Salensky's.
   cle = Cloakenepithel; *clw* = Cloakenwand (Epithel + Mesenchym ?); *em* = Embryo; *emec* = Ektoderm des Embryos; *f* = Follikel; *fp* = Follikelplatte, verdickte Region der Festheftung; *pf* = sog. Placentafalte; *tz* = Testazellen; *tzp* = Testazellenplatte. Diese und die Follikelplatte bilden die sog. Placenta foetalis.
7. *Phallusia*-Ei 10 Minuten nach der künstlichen Befruchtung. (Nach Hill.)
   ♀ ♂ = weiblicher und männlicher Vorkern; *c* = Centrosom des Spermatosoms.
8. *Phallusia*-Ei wenige Minuten nach der Besamung. (Nach Hill.)
   f = Follikelzellen; *sp* = Spermakopf; *tz* = Testazellen.

8A. Der eingedrungene Spermakopf stärker vergrössert.
   c = Centrosom (?); *m* = Mittelstück.

9. Querschnitt durch eine ältere Gastrula der *Clavelina Rissoana* (Fig 21, Taf. XXVII zeigt das gleiche Stadium in Längsansicht). (Nach Van Beneden und Julin.) Zeiss Obj. B.
10. Querschnitt durch ein älteres Entwickelungsstadium der *Clavelina* (Fig. 22, Taf. XXVII zeigt dasselbe Stadium in Längsansicht). (Nach Van Beneden und Julin.) Hartn. Obj. 5.
    ch = Chorda; *coe* = Cölomsäcke; *dh* = Urdarmhöhle; *en* = Entoderm; *ms* = Mesoderm; *np* = Nervenplatte.


1.
A
B
C
D
2.
s
s
ek
A
B
C
D
e
e
3.
Ib
Ia
II
4.
5.
6.
emec
em
tz
f
fp
de
de
pf
dw
tzp
7.
8.
sp
f
tz
9.
np
ch
coc
cn
dh
10.
np
ch
ms
dh
8A.

Erklärung von Tafel XXX.

Ascidien.

Fig.

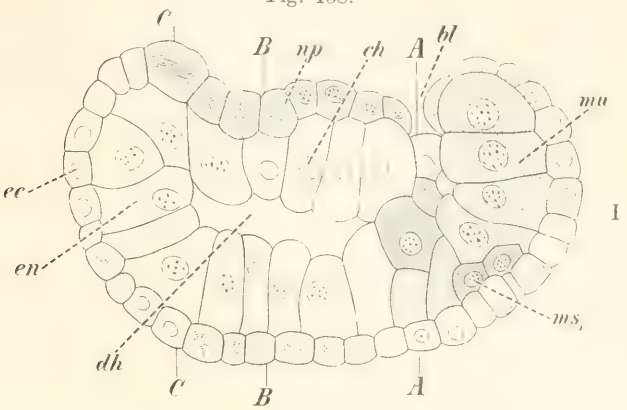
1. Embryo von *Didemnum niveum* von links gesehen. (Nach Salensky.) $\frac{240}{1}$.
2. Aus einem Querschnitt durch einen *Clavelina*-Embryo; Nervenrohr und Rumpfganglion, dorsales hinteres Blindende des rechten Peribranchialraums sind getroffen. $\frac{355}{1}$.
3. Schnitt durch die rechte Peribranchialeinstülpung eines etwas jüngeren *Clavelina*-Embryos. $\frac{355}{1}$.
4. Schnitt durch die Vereinigungsstelle der beiden Peribranchialbläschen, Bildung der Egestionsöffnung im letzten Embryonalstadium, kurz vor Sprengung der Follikelhaut. $\frac{230}{1}$.
5. Längsschnitt durch die dorsale Kiemendarmwand einer festgesetzten Larve, die jederseits 2 Kiemenspaltenreihen entwickelt hat (vergl. Fig. 6, Taf. XXVIII). Der Flimmerreifen zwischen den beiden Spaltenreihen ist quer, der dorsale Nervenstrang der Länge nach durchschnitten. $\frac{355}{1}$.
6. Frontaler Längsschnitt durch den Vorderabschnitt des Nervenrohres eines *Clavelina*-Embryos; Theilung in Sinnesblase und Flimmergrube. $\frac{355}{1}$.
7. Etwas schräg geführter Querschnitt durch dieselbe Region eines ähnlichen Embryos. $\frac{355}{1}$.
8. Querschnitt durch die Sinnesblase einer freischwimmenden *Clavelina*-Larve, die abnormaler Weise zwei Statolithen trägt. $\frac{250}{1}$.
9. Ein folgender Schnitt derselben Serie. $\frac{250}{1}$.
   A. Sehzelle aus dem Auge einer anderen freischwimmenden Larve. $\frac{550}{1}$.
10. Querschnitt durch die Mitte des Rumpfabschnittes einer freischwimmenden *Clavelina*-Larve, bei der die Cloake und Egestionsöffnung noch nicht ausgebildet sind. $\frac{145}{1}$.

chs = sog. Chordasack, Hinterende der Kiemendarmanlage; *enpr* = sog. prägastrales Entoderm; *ensw* = Entodermzellstrang des Schwanzes; g_1 = sog. Rumpfganglion; *gz* = Ganglienzellen; *st* = Statolithenzelle; *vd* = Anlage des aufsteigenden Astes des Verdauungstractus oder des Intestinums.

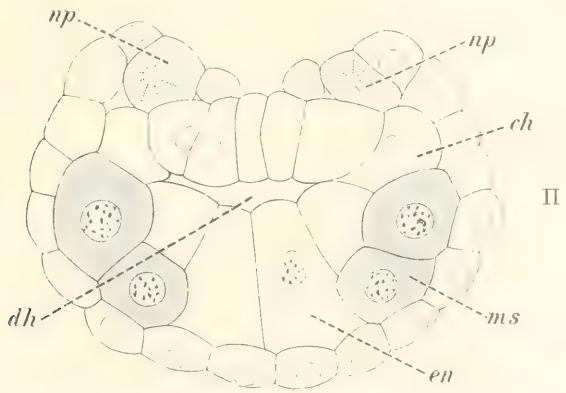
1.
nr
vd
chs
kd
nr
ch
cnpr
cnsw
2.
nr
g1
kd
p
c
ec
3.
c
ms
p
ec
kd
4.
c
nr
a
c
p
b
g1
ms
5.
ms
b
cu
gz
n
fr
ks
ms
6.
oc
fg
sb
nr
7.
oc
ec
sb
nr
fg
8.
oc
ec
fg
sb
st
kd
9.
A
oc
sb
st
10.
nr
p
ks
g1
p
ec
c
kd
cs

sich in der Regel aus 4 Zellen zusammengesetzt zeigt." Im Gegensatz zu anderen Ascidien sollen aber bei *Distaplia* die Nervenzellen zuerst am Hinterende nicht nur in histologisch eigenartiger Weise gegenüber den

Fig. 158.



Längsschnitt durch einen *Ciona*-Embryo mittleren Alters. Mit *A*, *B* und *C* sind die Stellen bezeichnet, durch welche die in Textfig. 157 abgebildeten und mit den gleichen Buchstaben bezeichneten Querschnitte geführt wurden.



Querschnitt durch einen jungen Embryo, dessen Blastoporus bereits sehr eng geworden ist. Der Schnitt hat die vor dem Urmund gelegene Region getroffen.
Buchstabenbezeichnungen wie in Textfig. 157, p. 749. (Nach Castle.) $^{560}/_{1}$.

anderen Ektodermzellen sich differenziren, sondern auch hier und nicht am Vorderende zuerst zur Nervenplatte median zusammenstossen. (Vergl. Textfig. 155 u. 159). Auch Salensky behauptet, dass bei *Diplosoma* und *Didemnum* die Neuralplatte sich zuerst „am hinteren Ende der dorsalen Fläche des Embryos" bilde. Bei *Clavelina* erscheint die Neuralplatte an vielen Stellen im Querschnitt in einem ganz ähnlichen Bild wie bei *Distaplia*, wenngleich auf früheren Stadien ein durchaus regelmässiger ein- und später zweireihiger Nervenring nicht vorhanden zu sein scheint.

Wie der die Gastrulabildung behandelnde Abschnitt zeigte, fehlt nach vollzogenem Verschluss des Urmunds eine eigentliche Gastrularaphe, wenngleich das ursprünglich bilaterale Auftreten der die Nervenplatte bildenden Zellen sich auch später längere Zeit noch dadurch verräth, dass die von der rechten und linken Körperhälfte stammenden Elemente in einer die Medianebene mehrfach zickzackförmig schneidenden Linie mit einander verwachsen. So wie fast alle anderen Autoren, sah auch ich in der Medianebene gleichzeitig beide Keimblätter zusammenstossen und verwachsen, so dass an allen Stellen über dem Entoderm zugleich auch der Ektodermschlauch dorsal und median vollkommen geschlossen erschien. Ich muss es daher an dieser Stelle als besonders auffallend hervorheben, dass Castle bei *Ciona* im Bereiche des alten Urmunds zuerst das Entoderm und später erst das Ektoderm in der Medianebene sich schliessen sah, und daher zeichnet er (Textfig. 158, II) dorsal über der Chordaanlage noch keine vollkommen continuirliche Nervenplatte, sondern lässt diese stellenweise noch aus zwei getrennten Hälften bestehen. Das innere Blatt liegt daher hier noch unbedeckt vom Ektoderm frei an der Oberfläche. Sehr ähnlich, wenn allerdings auch nicht vollkommen übereinstimmend, weil es sich um eine Sterrogastrula handelt, muss sich in dieser Beziehung *Distaplia magnilarva* nach der Darstellung Davidoff's (1891, Taf. XIX, Fig. 22) verhalten.

In einer etwas andern Weise vollzieht sich bei *Ciona* auch die erste Bildung der Nervenplatte. Denn während sonst überall die später das Nervensystem aufbauenden Zellen sich frühzeitig vom übrigen Ektoderm sondern und keine Elemente für andere Gewebsformen mehr enthalten, sollen nach Castle bei *Ciona* die hinteren Zellen der hufeisenförmig den Blastoporus umgebenden Anlage gleichzeitig Mutterzellen des Nervengewebes und der Schwanzmusculatur darstellen. Vor dem Blastoporus bildet die Anlage der Nervenplatte einen 1 bis 2 Zellen breiten Bogen, die 4 Zellen aber, die jederseits den hinteren Rand des noch ansehnlich weiten Urmunds begrenzen (vergl. Textfig. 154, *A*, *mm*, p. 742), werden von Castle als Neuro-Muscular-Blastomeren bezeichnet und theilen sich weiterhin erst in Muskel- und Nervenzellen. Diese Theilung vollzieht sich erst nach vollendetem Verschluss des Blastoporus (Textfig. 157, *D*), und solange dieser besteht, sind noch immer die hintersten, wenngleich schon in die Tiefe gerückten Zellen der seitlich den Urmund begrenzenden Streifen Mutterzellen für Nervenrohr und Schwanzmusculatur (Textfig. 154, *C*). Vorn aber ist die mindestens 4 Zellen breite Nervenplatte fertig gebildet.

2. Die Umbildung der Nervenplatte zum Nervenrohr schreitet in umgekehrter Richtung als die Ausbildung der Neuralplatte selbst vor, denn sie beginnt hinten und greift allmählich immer weiter nach vorn über. Es sind daher in einem Embryo die jüngeren Stadien der Nervenrohrbildung vorn, die älteren hinten zu beobachten. Im Wesentlichen vollzieht sich der Vorgang überall in gleicher Weise: es

bildet sich eine langgestreckte Einsenkung und Einfaltung der gesammten Nervenplatte, die schliesslich zu einer vollkommenen Abschnürung des eingestülpten Medianstreifens vom übrigen Ektodermepithel führt. Im Einzelnen bieten aber die Art und Weise der Umformung der Neuralplatte zum Medullarrohr bei den verschiedenen Ascidien gewisse Verschiedenheiten dar, die hier nicht alle ganz unerörtert bleiben dürfen.

Schon kurze Zeit nachdem die Einstülpung am Hinterende aufgetreten ist, hat sich die Einsenkung so weit nach vorn zu ausgedehnt, dass das von allen Autoren beschriebene rinnenförmige Stadium gewonnen erscheint. Die Rinne ist hinten am tiefsten und flacht sich nach vorn zu immer mehr ab, um freilich in den meisten Fällen auch breiter zu werden. Es hängt das zum Theil auch damit zusammen, dass die noch flach ausgebreitete Neuralplatte häufig bereits vorn beträchtlich breiter ist als hinten. Der eingefaltete Theil der Platte ist als Neural- oder Medullarrinne, die Seitentheile, die den Uebergang zum ektodermalen Hautepithel vermitteln, sind als Medullarwülste bezeichnet worden. Diese letzteren springen häufig als besondere Gebilde nur kaum merklich hervor, bei manchen Embryonen aber (*Clavelina*, *Distaplia*, stellenweise bei *Ciona*, vergl. z. B. Textfig. 158, II) erheben sie sich recht ansehnlich und bilden, wenn die Einsenkung sich über die ganze Nervenplatte ausdehnt, am Vorderende einen manchmal recht grossen, nach hinten zu offenen Bogen. Bei *Clavelina Rissoana* fanden Van Beneden und Julin die Medullarwülste oder die Ränder der Medullarplatte nicht glatt und bogenförmig, sondern stellenweise ziemlich scharfkantig verlaufend. Die Zellen, die die Höhe der Medullarwülste einnehmen, die sogenannten Kantenzellen, scheinen, worauf besonders Davidoff hingewiesen hat, in den meisten Fällen (in allen?) durch ihren indifferenten Charakter völlig mit den Elementen des Hautepithels übereinzustimmen, während alle von ihnen umgrenzten Zellen frühzeitig zu nervösen Elementen sich differenziren.

Während die Nervenplatte zum Nervenrohr sich umformt, scheinen die Kantenzellen der Medullarwülste nicht immer das gleiche Schicksal zu erfahren. Nach Davidoff sollen die Kantenzellen bei *Distaplia* im hinteren Embryonalabschnitt, insoweit sie hier überhaupt als deutliche Bildungen auftreten, an dem Aufbau des Nervenrohres keinen Antheil haben, sondern sämmtlich im Hautepithel verbleiben, im vorderen*) dagegen als Dachzellen des Medullarrohrs dessen dorsalen Medianstreifen bilden. Diese Dachzellen treten in Querschnitten in der Zweizahl auf und gleichen zunächst, obwohl bereits das Nervenrohr geschlossen erscheint, in ihrem feineren Bau den Hautepithelzellen: erst später differenziren sie sich zu solchen Nervenzellen, wie sie sich im übrigen Bereich des Neuralrohrs finden. Auch bei *Didemnum niveum* fand Salensky auf der Dorsalseite des Nervenrohrs einen zwei Zellen breiten Streifen von

*) Nach Davidoff ist noch ein dritter, vorderster Abschnitt des Nervenrohrs zu unterscheiden, in dem die Bildung wieder auf eine besondere, an dieser Stelle nicht näher zu erörternde Weise erfolgen soll.

„Dachzellen". Doch muss ich darauf aufmerksam machen, dass in den Abbildungen ein histologischer Gegensatz dieser Dachzellen zu den übrigen Elementen des Nervenrohrs nicht hervortritt und daher eine besondere Bezeichnung für die dorsalen Nervenzellen kaum gerechtfertigt erscheint. Bei *Diplosoma Listeri* sollen die Dachzellen nur in einer Reihe angeordnet sein, und im Querschnitt besteht daher das Nervenrohr an den bestimmten Stellen aus 5 Zellen. Prüft man aber die betreffenden Abbildungen Salensky's, so findet man in der Figur (24, *C*), die den Beweis liefern soll, zwar die Bezeichnung „Dachzelle" eingetragen, aber an dieser Stelle ist keine Zelle, sondern nur ein Lückenraum vorhanden, so dass die Nervenanlage als eine vom Ektoderm überdeckte Rinne, und nicht als Rohr erscheint. Dieser Befund scheint mir deshalb besonders bemerkenswerth, weil ich selbst früher (1884) die Ansicht vertreten hatte, dass bei *Clavelina* die Umwandlung der in die Tiefe gerückten Nervenplatte zum Rohr in einer ganz ähnlichen Weise vor sich gehe, wie es Hatschek für den *Amphioxus* beschrieben hatte. Ich nahm an, dass sich über der eingesenkten Nervenplatte das ektodermale Hautepithel schliesst, bevor noch die Rinne zur Röhre sich vollständig geschlossen hätte. Meine am lebenden Object gemachten Beobachtungen wurden aber von keiner Seite bestätigt, und ich war daher der Meinung, dass ich die Dachzellen übersehen und die in Wirklichkeit bereits gebildete Röhre für eine noch dorsal offene Rinne gehalten habe.

Uebrigens bedeutet meines Erachtens das Vorhandensein oder Fehlen besonderer Dachzellen, die zunächst von den Nervenzellen verschieden sind, keinen so wesentlichen Unterschied in der Entwickelung des Nervensystems, wie Davidoff anzunehmen scheint. So wie die Dachzellen müssen auch die Kantenzellen der Medullarwülste, aus denen sie hervorgehen, der Nervenplatte und nicht dem ektodermalen Hautepithel zugerechnet werden. Wenn sie den Zellen dieses letzteren zunächst noch ähnlicher sehen als den medialen Zellen der Nervenplatte selbst, so erklärt sich das daraus, dass sie in der Differenzirung zu Nervenzellen zurückgeblieben sind und erst später die histologische Beschaffenheit erlangen, die die medialen Zellen bereits früher erreichten. Herr Heinemann, der im Rostocker Zoologischen Institut mit der Untersuchung der Ascidienentwickelung beschäftigt ist, fand, dass bei *Ciona* und *Molgula nana* durchaus nicht alle Zellen der medial von den Wülsten gelegenen Nervenplatte auf dem gleichen Stadium der Ausbildung zu Nervenzellen stehen, und dass es gerade die peripheren Elemente sind, die am meisten zurückbleiben, darf nicht auffallend erscheinen. Im Wesentlichen bestehen die Unterschiede darin, dass die Dotterschollen in den Ektodermzellen noch wenig verändert und in reicher Zahl vorhanden sind, während sie in den Elementen des Nervenrohrs grösstentheils aufgebraucht sind, so dass die protoplasmatischen Zellkörper sich den Farbstoffen gegenüber anders verhalten als früher.

Wenn am Hinterende des Embryos die Nervenplatte zum Rohr sich zu schliessen beginnt, liegt vorn die Platte noch ganz frei an der Oberfläche. Ist die ganze Platte eingesenkt und der Verschluss des Rohres bereits weit vorgeschritten, so besteht am Vorderende eine Oeffnung, der Neuroporus, durch die das Lumen des Medullarrohres mit dem umgebenden Medium in Verbindung steht. Das Medullarrohr ist im hinteren Abschnitt sehr fein, die Wandungen sind beträchtlich dicker als der Durchmesser des Lumens. Nach vorn zu erweitert sich das Lumen, und gleichzeitig verdicken sich ein wenig die Wände (Fig. 1 u. 2, Taf. XXVIII). Ist der Neuroporus bereits zu einer ganz feinen Oeffnung geworden, so erscheint auch das allervorderste Ende des Medullarrohres ein wenig verjüngt. Während der späteren Embryonalperiode schliesst sich bei allen Ascidien der Neuroporus vollständig, und das Nervenrohr endigt vorn blind (Fig. 1, Taf. XXX).

3. Einer besonderen Besprechung bedarf das Hinterende des Medullarrohres und sein Verhalten zum letzten Rest des Blastoporus oder zur Urdarmhöhle. Am einfachsten und leichtesten verständlich erscheinen die Verhältnisse, wenn im Hinterabschnitt des Embryos die Neuralplatte sich erst dann zum Rohr verwandelt, nachdem der Blastoporus sich geschlossen hat. In diesem Fall stehen Medullarrohr und Urdarmhöhle in keiner directen Verbindung, und die Ausbildung eines typischen Neurointestinalcanals unterbleibt. Ein solches Verhalten hat unter den neueren Autoren zuerst Davidoff besonders eingehend für *Distaplia magnilarva* und auch für *Clavelina Rissoana* beschrieben, und ganz ähnlich vollzieht sich die Bildung des Neuralrohres nach den Beobachtungen Salensky's bei *Diplosoma Listeri* und *Didemnum niveum*. Ebenso erweisen die sehr eingehende Beschreibung und die zahlreichen Abbildungen, die Castle von *Ciona*-Embryonen gegeben hat (vergl. Textfig. 158, I), dass eine Verbindung des Urdarmlumens mit der Höhlung des Medullarrohres nicht besteht; denn wenn im hinteren Bereiche des alten Blastoporus die Nervenplatte zum Rohr sich eingesenkt hat, ist dieses vom Entoderm vollständig abgetrennt, und nur in beträchtlicher Entfernung weiter vorn tritt überhaupt erst das Darmlumen auf. Die älteren Angaben Kupffer's über die Entwickelung der *Ciona* können hier freilich schon deshalb nicht als besonders beweiskräftig gelten, weil dieser Forscher über die Lage des Blastoporus durchaus irrthümliche Vorstellungen hatte; immerhin aber lässt sich doch aus ihnen entnehmen, dass der Urmund sich schon zu der Zeit vollständig geschlossen hat, wenn das Centralnervensystem erst in der Form der Medullarplatte entwickelt ist.

Im Gegensatz zu diesen Befunden hatte, wie oben bereits angedeutet wurde, Kowalevsky bei *Phallusia mammillata* den Blastoporus viel längere Zeit offen gesehen und festgestellt, dass er zum Neurointestinalcanal wird, der Urdarmhöhle und Medullarrohr verbindet. Van Beneden und Julin fanden bei *Clavelina Rissoana* im Wesent-

lichen die gleichen Verhältnisse und zeichnen einen Neurointestinalcanal mit vollster Deutlichkeit bei einem solchen Embryo, der im hintersten Abschnitt bereits ein Medullarrohr entwickelt hat (vergl. Fig. 22, Taf. XXVII). Weder Seeliger (1884) noch Davidoff (1891) haben auf diesem Stadium den Canal beobachtet, sondern sahen zu dieser Zeit den Blastoporus bereits geschlossen. Ganz ähnliche Bilder wie Van Beneden hatte früher bereits (1872) Metschnikoff beobachtet, und er schloss aus diesen und aus den Abbildungen, die Kowalevsky veröffentlicht hatte, dass das Entoderm sich an der Bildung des Medullarrohres betheiligen müsse. Die hintere Blastoporuslippe, an der Ektoderm und Entoderm ineinander übergehen, sollte mit ihren beiden Schichten nach vorn wachsen und das Entoderm daher den dorsalen Medianstreifen des Nervenrohres, das Ektoderm die darüber liegende Hautbedeckung liefern. „Um sich diesen Process am leichtesten zu veranschaulichen, soll man sich einen Menschen vorstellen, welcher mit der Unterlippe seine Nase berühren will; der Raum, welcher dabei zwischen den beiden Lippen sich bildet, wird mit der Höhle der Nervenröhre verglichen werden können." Vorausgesetzt wird dabei, dass die Schleimhaut der Unterlippe dem Entoderm, die Epidermis dem Ektoderm in der hinteren Bastoporuslippe zu vergleichen ist.

In der That können Längsschnitte leicht eine solche falsche Auffassung über die Bildung des Neuralrohres hervorrufen. Die Untersuchung von Querschnitten ergab aber bald den wahren Entwickelungsvorgang und erwies die rein ektodermale Herkunft des Medullarrohres auch da, wo dieses durch den Neurointestinalcanal mit dem Urdarm verbunden ist. In den Fällen, in welchen ein typischer Neurointestinalcanal fehlt und das Nervenrohr erst nach dem Verschluss des Blastoporus sich bildet, musste von vornherein jede Betheiligung des inneren Keimblattes am Aufbau des centralen Nervensystems als ausgeschlossen erscheinen.

b. Die Bildung der Darmanlage und des Schwanzentoderms (Caudaldarms).

In einem früheren, „Die Bildung der Gastrula" überschriebenen Abschnitt (p. 740 u. fg.) verfolgten wir die Entstehung und Ausbildung des inneren Blattes bei der Gastrula und fanden auf dem Endstadium das Entoderm nach zwei verschiedenen Typen gestaltet: entweder umschloss das innere Blatt eine mehr oder minder umfangreiche Urdarmhöhle, die auf jüngeren Stadien durch den Blastoporus nach aussen sich öffnete, oder es fehlte jede Andeutung eines Archenterons, und die Entodermzellen bildeten eine solide Masse. Die Weiterbildung der beiden Entodermtypen vollzieht sich in etwas verschiedener Weise, führt aber zu einem ähnlichen Endstadium, das schon in den älteren geschwänzten Embryonen erreicht wird.

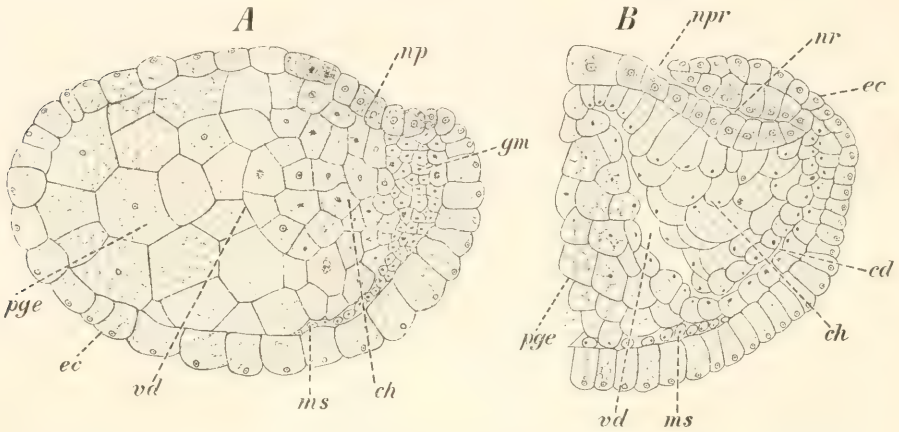
1. Wo während und nach der Gastrulation eine geräumige Urdarmhöhle vorhanden ist (*Clavelina, Ciona, Phallusia*), geht diese nachher im hinteren Embryonalabschnitt ausnahmslos bald wieder verloren, während sie im vorderen immer umfangreicher wird und die Anlage des Kiemendarms darstellt. Wenn auch nicht vollkommen genau, so fallen doch im Allgemeinen diese beiden Abschnitte des inneren Blatts annähernd zusammen mit den beiden am Eingang dieses Capitels (p. 750) erwähnten Regionen des Embryos: mit dem Rumpf- und Schwanzabschnitt, und die Grenze liegt etwa dort, wo sich das Vorderende der Chordaanlage befindet. Da diese letztere auf dem Gastrulastadium noch völlig im Entodermverband liegt und an der dorsalen Begrenzung der Urdarmhöhle sich wesentlich betheiligt (vergl. Fig. 21 u. 22, Taf. XXVII), während sie später, vom Entoderm völlig abgetrennt, ganz selbstständig in der primären Leibeshöhle liegt (Fig. 1, Taf. XXVIII), so muss die Urdarmhöhle, während sie in die Anlage der Kiemendarmhöhle sich verwandelt, z. Th. eine neue Dorsalwand erhalten, die vor und ventral von dem vorderen Chordaende verläuft und gleichzeitig auch die Kiemendarmhöhle nach hinten abschliesst. Dieser Verschluss und die Abtrennung des Kiemendarms von der Chorda erfolgen dadurch, dass einmal das Hinterende der Dorsalwand des vorderen Entodermabschnitts vom Vorderende der Chorda schärfer sich abtrennt und ventral von diesem selbstständig nach hinten zu wächst, und dass zweitens auch die Seitenwände der vorderen Urdarmhöhle ventral von der Chorda medial zu wachsen und sich aneinander schliessen. Die auf diese Weise zur Sonderung gelangte Kiemendarmhöhle dehnt sich rasch aus, zeigt aber bei den verschiedenen Species eine recht verschiedene Form und Grösse. Auch die Wandungen weisen erhebliche Unterschiede auf, die hier im Besonderen nicht hervorgehoben werden können.

Im ursprünglichen Hintertheil der Gastrula ist, wie oben schon bemerkt wurde, die Urdarmhöhle geschwunden, während im Vordertheil die eben beschriebenen Entwickelungsvorgänge sich abspielten. Bei *Ciona* scheint sich der Schwund sehr frühzeitig einzuleiten (vergl. Textfig. 158, I, p. 753), bei *Clavelina Rissoana* etwas später, wenn wenigstens die Abbildungen Van Beneden's und Julin's (vergl. Fig. 22, Taf. XXVII) zutreffend sind und ein wahrer Neurointestinalcanal thatsächlich vorhanden ist. Allerdings soll aber auch hier dieses hinterste, ventral vom hinteren Chordaabschnitt zum Nervenrohr verlaufende Urdarmende ein nur sehr feiner Spaltraum sein. Nach Van Beneden besteht dieser Spalt sehr lange Zeit; er ist noch nachweisbar, nachdem der Neurointestinalcanal sich längst geschlossen hat.

Die Rückbildung des Lumens im Hinterabschnitt des Embryos steht im Zusammenhang mit der ausserordentlichen Längsstreckung und der immer mehr abnehmenden Dicke dieses Körpertheils, die eine grössere Entfaltung von centralen Höhlungen bei der bedeutenden Grösse der zelligen Elemente nicht mehr gestattet. Der Vorderkörper, der zum eigentlichen

Rumpf des Embryos immer mehr sich ausgestaltet, wächst dagegen, zunächst wenigstens, ziemlich gleichmässig nach allen Seiten und kann bei seiner mehr kugelähnlichen Form eine umfangreichere Kiemendarmhöhle sehr wohl beherbergen. Bei der geringen Dicke des Schwanzabschnitts des Embryos gelangt also ventralwärts vom hinteren, weitaus grössten Theil der Chorda keine neue dorsale Wand für eine Entodermhöhle zur Ausbildung, und nachdem die Chorda sich vom benachbarten Entoderm abgeschnürt hat, fehlt der alten Urdarmhöhle an diesen Stellen eine besondere Wandung. Nur noch ventral bleibt ein entodermaler Zell-

Fig. 159.



A. Nahe der Medianebene geführter Längsschnitt durch einen Embryo von *Distaplia magnilarva*. $^{114}/_{1}$. B. Medianschnitt durch den hinteren Abschnitt (sog. pseudembolische Region) eines älteren Embryos. $^{135}/_{1}$. (Nach Davidoff.)
cd = Caudaler Darm; *ch* = Chordaanlage; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *gm* = Gastrales Mesoderm; *ms* = Mesenchymzellen; *np* = Nervenplatte; *npr* = Neuroporus; *nr* = Nervenrohr; *pge* = Prägastrales Entoderm; *vd* = Vorderdarm oder Anlage des Kiemendarms.

streifen bestehen, der sich nach vorn zu allmählich verbreitert und continuirlich in die Hinterwand der Kiemendarmanlage übergeht (Fig. 1, Taf. XXVIII). Je mehr der Embryonalschwanz sich streckt, desto mehr verlängert, gleichzeitig aber auch verschmälert sich dieser Zellstreifen und füglich besteht er oft nur aus zwei, endlich grösstentheils sogar nur aus einer Reihe ziemlich langgestreckter Zellen (Fig. 2 u. 5, Taf. XXVIII). Von einer besonderen Entodermhöhle kann daher im Schwanzabschnitt solcher Embryonen keine Rede mehr sein; die Urdarmhöhle ist in Folge der Auflösung und Abtrennung ihrer Wandung in einzelne gesonderte Gewebe und Organe geschwunden und in der primären Leibeshöhle aufgegangen.

2. Wo als Ergebniss der Gastrulation eine solide Sterrogastrula erscheint, müssen naturgemäss auch die Bildung der Anlage für den Kiemendarm und Verdauungstractus und die Entstehung des Schwanzentoderms in einer mehr oder minder beträchtlich abweichenden Weise vor sich gehen.

Am genauesten sind die Beobachtungen Davidoff's an *Distaplia*-Embryonen. Die solide Entodermzellmasse der Gastrula, das primäre Entoderm, besteht, wie schon oben (p. 744) angedeutet wurde, aus histologisch verschieden differenzirten Elementen. Da die Zellen sich hinten rascher theilen als vorn, prägt sich auch im Entoderm der Gegensatz der vorderen und hinteren Körperregion aus, und es lassen sich eine grosszellige vordere, und kleinzellige hintere Hälfte des primären Entoderms unterscheiden. Der Grössenunterschied tritt aber nicht ganz sprungweise an einer bestimmten Stelle auf, sondern findet allmählich statt. Die grossen Elemente des Vorderabschnitts werden zu den prägastralen Entodermzellen; die kleineren des Hinterabschnitts sind selbst wieder in der Grösse verschieden und liefern weiterhin das Material für den gesammten Darm, Kiemendarm und Verdauungstractus, für Chorda und Mesoderm (Textfigur 159 *A*).

Die Darmanlage zeigt sich bei *Distaplia*-Embryonen bald nach Vollendung des Gastrulationsvorgangs als ein Spaltraum zwischen den Entodermzellen des hinteren Körperabschnitts. Davidoff nennt dieses Auseinanderweichen der Zellen vielleicht nicht sehr passend: „Delamination". Der vordere Theil des Lumens verläuft von vorn dorsal nach hinten ventral und stellt die Anlage des Vorder- oder Kiemendarms dar. Sein Hinterende setzt sich in der Medianebene in einen feinen, von ziemlich kleinen Zellen begrenzten Canal fort, der, der ventralen Leibeswand dicht angeschmiegt, bogenförmig nach hinten und dorsal sich erstreckt und weiterhin sein Lumen verliert. Er bildet die Anlage des caudalen Darms und begleitet die ganze Chorda (Textfig. 159 *B*). Wie vorgreifend schon an dieser Stelle bemerkt sein mag, werden die Zellen, die in der medianen Region des hintersten Abschnitts, im Winkel zwischen Vorderdarm und Caudaldarm liegen, zur Chorda dorsalis, während die seitlich gelagerten Zellen das sogenannte gastrale Mesoderm liefern. Im ganzen Vorderkörper liegen vor dem Vorderdarm die grossen prägastralen Entodermzellen.

Der Vorderdarm war anfangs nur ein sehr feiner Spaltraum; sehr rasch aber gewinnt dieser eine ausserordentlich bedeutende Ausdehnung „und ist mit einer glashellen und structurlosen, vielleicht zähflüssigen Masse erfüllt". Davidoff glaubt, dass die enorme Lumenvergrösserung dadurch bewirkt werde, dass das mächtige Längenwachsthum des Embryos hauptsächlich auf einer Ausdehnung des Ektoderms beruhe, während die Entodermzellen selbst sich nahezu ganz passiv verhalten und durch Theilungen nur noch sehr selten vermehren. Der Volumenvergrösserung des Gesammtembryos folgt das Entoderm, indem seine Zellen immer weiter auseinanderweichen und einen immer grösseren Hohlraum umschliessen. Dabei werden die prägastralen Entodermzellen ganz nach vorn, die für den Schwanzabschnitt bestimmten Zellen des ursprünglichen „primären Entoderms" ganz nach hinten zu geschoben. Dorsalwand und Seitenwände des mächtigen Vorderdarmes differenziren sich in histologisch verschiedener Weise. So wie auf jüngeren Stadien, bleibt auch auf

späteren nur der vorderste Abschnitt des Caudaldarms hohl; das Hinterende ist solid und reicht auf der Dorsalseite bis dicht an das hinterste Ende des Medullarrohrs hinan, ohne aber, wie schon erwähnt wurde, mit diesem durch einen „Canalis neurentericus" verbunden zu sein. Die prägastralen Entodermzellen bleiben lange Zeit ziemlich unverändert bestehen und lösen sich erst beträchtlich später zu Mesenchym auf (Textfig. 160).

Obwohl auch bei *Didemnum nivcum* und *Diplosoma Listeri* eine typische Sterrogastrula vorkommt, die hauptsächlich durch Epibolie entsteht, bildet sich doch nach den Untersuchungen Salensky's die Darmanlage in einer von *Distaplia* ziemlich abweichenden Weise, und auch *Didemnum*- und *Diplosoma*-Embryonen unterscheiden sich in Bezug auf die Entstehung des Entodermcanals nicht unerheblich voneinander. Die Darmbildung beginnt, indem im soliden Entoderm dicht unter dem Nervenrohr die Zellen zu einer epithelartigen Entodermplatte, der Darmplatte, sich anordnen. Diese vergrössert sich nach beiden Seiten hin, und indem zuerst seitlich, rechts und links, zwischen diesem Epithel und den übrigen Entodermzellen Spalträume auftreten, während median das Entoderm noch solid ist, bilden sich die beiden lateralen Seitenschläuche. Später entsteht auch in der Medianebene ein Hohlraum, die axiale Darmhöhle, indem hier die Seitenschläuche sich vereinigen. Der rechte Schlauch bildet die Anlage des Magens und wird von Salensky als Magenschlauch bezeichnet, der linke lässt das Intestinum hervorgehen und wird Darmschlauch genannt. Beide vereinigen sich später zum Verdauungstractus. Die axiale Darmhöhle bildet später den Kiemensack des Oozooits, und aus ihr entstehen noch bei *Didemnum* zwei weitere, ziemlich symmetrisch links und rechts gelagerte Ausstülpungen: ein rechter und ein linker Kiemenschlauch. Diese verwachsen mit ihren blinden Enden, und nachdem sich dort die Pericardialblase abgeschnürt hat, erfahren die Kiemenschläuche selbst, wie es scheint, eine vollkommene Rückbildung. Salensky vergleicht die Kiemenschläuche den Procardialröhren, die Van Beneden und Julin bei *Clavelina* beschrieben haben. Doch sind, wie weiter unten dargethan ist, solche Röhren überhaupt nicht vorhanden, und es findet sich nur ein Epicard. Die axiale Darmhöhle vergrössert sich sehr allmählich zur Kiemendarmhöhle, indem ihre einschichtige Zellwand, die zuerst nur dorsal bestand, allseitig sich ausbreitet und die solide Entodermzellmasse immer mehr verdrängt, so dass diese frei in die primäre Leibeshöhle zu liegen kommt, nachdem sie sich von der einschichtigen Kiemendarmwand ganz abgetrennt hat. Salensky bezeichnet diesen soliden Klumpen dottereicher Elemente des ursprünglichen primären Entoderms als prägastrales Entoderm; es zerfällt später in Mesenchymzellen, die aber weiterhin keine active Rolle bei der Bildung der Organe spielen sollen.

Die Unterschiede bei *Diplosoma* erklären sich daraus, dass hier auf sehr frühen Embryonalstadien bereits Knospung auftritt und die Knospe (ventrales Individuum Salensky's) bald an Grösse mit dem Rumpf-

abschnitt des Embryos (dorsales Individuum) nahezu übereinstimmt. Daher erfolgen hier nur die ersten Entwickelungsvorgänge, die Bildung der Darmplatte, der axialen Darmhöhle und der Seitenschläuche, so wie bei *Didemnum*. Die Weiterbildung der Seitenschläuche geschieht aber so, dass der rechte sich in zwei Theile theilt: in den vorderen Kiemenschlauch, der den Kiemensack der Knospe und einen Verbindungscanal zum Kiemendarm des Embryos bildet, und in den hinteren Magenschlauch, aus dem die Mägen beider Thiere hervorgehen. Der linke Seitenschlauch bleibt als Darmschlauch zunächst ungetheilt, schnürt sich aber später in der Mitte ein und enthält die Anlagen für die Intestina des Oozooits und des ersten Blastozooits. Die späteren Untersuchungen Caullery's stimmen nicht vollkommen mit diesen Angaben Salensky's überein, und es wird später bei der Besprechung der verschiedenen Knospungstypen der Ascidien noch Gelegenheit sein, auf manche Einzelheiten hinzuweisen. Auch darin soll sich die Entodermbildung bei *Diplosoma* von der bei *Didemnum* unterscheiden, dass nicht zwei paarige, sondern dass nur ein Kiemenschlauch (Epicard) bei jedem Individuum auftritt.

Vielleicht noch bedeutungsvoller als diese Verschiedenheiten in der Entstehung der Darmanlage im vorderen Embryonalabschnitt bei *Didemnum* und *Diplosoma* einerseits, *Distaplia* andererseits, sind die Gegensätze im Verhalten des Caudalentoderms. Während sich bei *Distaplia* ventral von der Chorda ein deutlicher Schwanzdarm ausbildete, der in seinem vorderen Theil ein Lumen besass und hier mit dem späteren Kiemendarm in Verbindung stand, stimmen die beiden anderen Synascidien darin in hohem Masse mit *Clavelina* überein, dass das unter der Chorda verlaufende Entoderm niemals Andeutungen eines Darmlumens erkennen lässt, sondern lediglich einen kurzen, zweireihigen Zellstrang darstellt, der nach vorn sich verbreitert, verdickt und direct in die Wand der Kiemendarmanlage übergeht. In jüngeren Stadien scheint dieses Schwanzentoderm aus Zellen zu bestehen, die unregelmässig in mehreren übereinander liegenden Schichten angeordnet sind.

c. Die Bildung der Chorda.

Alle neueren Autoren stimmen darin überein, dass die Chorda dorsalis sich aus solchen Zellen aufbaut, die nach vollendeter Gastrulation im Verband des primären Entoderms dorsal im hinteren Körperabschnitt gelegen sind. Die Beobachtungen haben übereinstimmend gelehrt, dass, wo bei der Gastrulabildung der Invaginationsvorgang vorherrscht und eine Urdarmhöhle frühzeitig auftritt, die Chorda, die später stets median und unpaar gelegen ist, aus einer paarigen Anlage hervorgeht. In dem gleichen Masse, in dem der Urmund auf der Dorsalseite sich verengt, rücken die beiden seitlichen Chordaanlagen in der Medianebene zusammen, und es scheint, dass sie in manchen Fällen sich hier früher

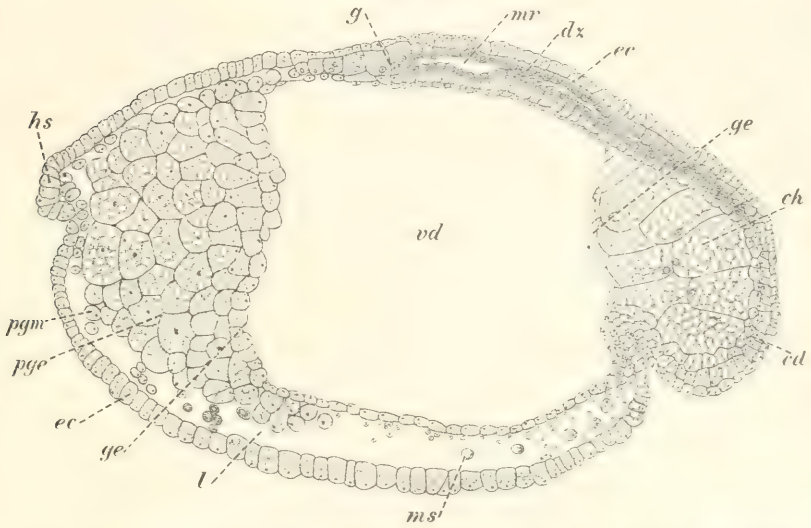
vereinigen, bevor noch das darüberliegende Ektoderm zur Nervenplatte sich geschlossen hat. Es ist bereits oben (p. 754) auf dieses Vorauseilen des Entodermblatts beim Verschluss des Blastoporus hingewiesen worden (vergl. auch Textfig. 158 II, p. 753). Demnach muss die Chorda zuerst vorn als ein einheitliches, unpaares Gebilde auftreten, während weiter hinten die beiden seitlichen Schenkel noch durch die Urmundöffnung getrennt werden und erst später aneinander rücken. Das ergiebt sich leicht aus einer Betrachtung der von Castle für *Ciona* gegebenen Abbildungen, die ich in Textfig. 157 (p. 749) u. 158 (p. 753) wiedergegeben habe. In Fig. 157*B* liegt dorsal von der hier winzig kleinen Urdarmhöhle die mediane Chordaplatte, in Fig. 157*A* erscheinen die Chordaelemente als zwei seitliche, durch den medianen Blastoporus getrennte Zellgruppen, und weiter hinten sollen bei diesen Embryonalstadien Chordazellen überhaupt nicht mehr vorkommen. Wohl aber finden sie sich hier nach Castle in etwas älteren Embryonen, bei denen der Urmund sich völlig geschlossen hat. Der in Textfig. 157*D* gezeichnete Querschnitt stammt, wie Castle ausdrücklich hervorhebt, aus der hinter dem letzten Blastoporusrest gelegenen Körperregion, zeigt aber doch eine grössere Anzahl Chordazellen. Auch in einem noch weiter hinten geführten Schnitt (Castle, Taf. 13, Fig. 100) sind diese Elemente zu sehen. Es müssten also die Chordazellen, wenn sie in der That, solange der Blastoporus besteht, hinter diesem nicht vorhanden sind, in das hinterste Körperende allmählich hineingewachsen sein, während der Urmund sich schloss. Demgegenüber möchte ich aber an diesem Orte nicht unterlassen, auf meine vor 20 Jahren veröffentlichten Beobachtungen an *Clavelina lepadiformis* hinzuweisen, die mich schon auf dem Gastrulastadium, hinter dem noch als ansehnlichen Spalt geöffneten Urmund die letzten Chordazellen erkennen liessen. Allerdings wurden meine Angaben weder durch Van Beneden und Julin noch durch Davidoff später bestätigt, und ich selbst habe seither nicht mehr Gelegenheit gehabt, mich mit dieser Frage zu beschäftigen.

Der bilaterale Ursprung der Chordaanlagen verräth sich auch später noch, wenn bereits das Organ als ein medianes, unpaares zu erkennen ist. Namentlich bei *Clavelina* lässt sich leicht die symmetrische Anordnung der Chordazellen nachweisen, und genau in der Medianebene vereinigen sich die beiden Hälften zum axialen Strang. Die Abbildungen, die Van Beneden und Julin gegeben haben, zeigen diese Verhältnisse ausserordentlich deutlich. Erst auf späteren Stadien geht die bilaterale Symmetrie vollkommen verloren, wenn die Chorda, wie es bei den meisten Synascidien der Fall ist, einen geldrollenartigen, einreihigen Zellstrang bildet.

In den Embryonen, die sich aus einer Sterrogastrula entwickeln, scheint der bilaterale Ursprung und der symmetrische Bau der Chordaanlage bisher nicht festgestellt worden zu sein. Diese wird nur beschrieben als eine in der Regel nicht besonders umfangreiche solide Zell-

masse im primären Entoderm (*Distaplia*, *Didemnum*, *Diplosoma*), die eine mediane Lage bereits eingenommen hat, wenn sie sich zuerst durch eine bestimmte histologische Differenzirung gegenüber den Nachbarzellen auszeichnet und als embryonales Stützorgan zu erkennen ist. Zuweilen unterscheiden sich zunächst die Chordazellen nur durch eine bestimmte Grösse, später aber auch durch eine eigenartige Form (prismatische, ineinander eingekeilte Elemente) von den andern primären Entodermzellen (*Distaplia*).

Fig. 160.



Medianer Längsschnitt durch einen *Distaplia*-Embryo mit geschlossenem Nervenrohr und kurzer Schwanzanlage. (Nach Davidoff.) $^{120}/_{1}$.

cd = Caudaldarm; *ch* = Chorda; *dz* = Dachzellen, dorsale Verschlusszellen des Nervenrohrs; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *g* = Ganglionanlage; *ge* = Gastrales Entoderm, Wandung des Vorderdarms; *hs* = Anlage einer Haftscheibe; *l* = Primäre Leibeshöhle; *mr* = Medullarrohr; *ms* = Mesenchymzellen; *pge* = Prägastrales Entoderm; *pgm* = Prägastrale Mesodermzellen, aus dem vorhergehenden entstanden; *vd* = Vorderdarm, Kiemendarmanlage.

Bei *Diplosoma Listeri* und besonders bei *Didemnum niveum* konnte Salensky das Auftreten einer gesonderten Chordaanlage erst auf einem sehr vorgerückten Embryonalstadium feststellen, wenn Rumpf und Schwanz als zwei besondere Körperabschnitte schon äusserlich unterscheidbar sind. Es scheint, dass in jüngeren Embryonen die späteren Chordazellen den benachbarten Entodermzellen noch so vollständig gleichen, dass ihr Zusammentreten zur axialen Chordaanlage der Beobachtung entgehen musste.

Die mediane, einheitliche Chordaanlage zeigt bei den verschiedenen Ascidien eine ziemlich verschiedene Gestalt und erhebliche Unterschiede in der Art und Weise der Anordnung der einzelnen Zellen. In den aus einer Sterrogastrula stammenden Embryonen scheint die Zell-

gruppe bei ihrer ersten Sonderung vom Entoderm zumeist ziemlich unregelmässig geformt zu sein und aus polyedrischen oder mehr abgerundeten, fast ganz ungeordnet ineinander gekeilten Elementen zu bestehen (*Distaplia*, Textfig. 159 *A*, p. 760). Früher oder später wird dann der Zellhaufen mehr birnförmig oder kegelähnlich (Textfig. 159 *B*), mit nach hinten zu gerichteter Spitze. Anfangs ist diese zuweilen (*Distaplia*) gleichzeitig auch dorsalwärts gekehrt, später aber senkt sie sich stets ventral zu (vergl. Textfig. 160), während die Chorda sich erheblich in die Länge zieht. Bei diesem Längenwachsthum tritt eine gegenseitige Verschiebung der einzelnen, gewöhnlich sich sehr rasch vergrössernden Chordaelemente ein, und es erscheint dann stets eine ähnliche regelmässige Gruppirung gewonnen, wie bei den Embryonen, die frühzeitig als Gastrula eine Urdarmhöhle besassen. Lagen anfänglich die Zellen auf dem Querschnitt vielschichtig übereinander (*Distaplia*), so bilden sie dann drei, später zwei Schichten (Textfig. 160), um sich endlich einreihig anzuordnen.

Bei *Didemnum* beobachtete Salensky auf einem Zwischenstadium eine streng symmetrische Anordnung der Chordazellen, und auf dem Querschnitt erscheinen zwei in der Medianebene verbundene Zellplatten, deren jede aus drei übereinander liegenden Elementen besteht. Die ventralen Zellen sind die breitesten, die dorsalen die schmalsten, wodurch der Chordaquerschnitt ungefähr dreieckige Gestalt erhält. Später besteht die Chorda nur aus vier und nicht mehr aus sechs Zellreihen, doch bleibt die Bilateralität gewahrt, so dass links und rechts je zwei übereinander liegende Reihen zu sehen sind. —

Die frühzeitig nach Vollendung der Cölogastrula auftretende und die Urdarmhöhle dorsal begrenzende Chordaanlage bei *Clavelina* und gewissen Monascidien scheint zur Zeit ihrer Bildung aus den beiden seitlichen Theilen eine langgestreckte Zellplatte darzustellen, in der die Elemente in einer Schicht nebeneinander liegen. Ich hatte früher angegeben, dass in diesem Zellstreifen nur zwei Zellreihen, eine rechte und linke, nachweisbar seien; es scheint aber, dass die Zahl dieser Zellreihen überall und stets eine grössere ist, wie zuerst Van Beneden und Julin betont haben. Diese Forscher zeichnen bei *Clavelina* in den Querschnitten mindestens vier nebeneinander liegende Chordazellen, und bei *Ciona* dürfte die Zahl der Chordazellreihen noch grösser sein, denn in den von Castle gegebenen Abbildungen zählt man stellenweise über ein halbes Dutzend (vergl. Textfig. 158 II, p. 753). *Ciona* unterscheidet sich überdies noch dadurch, dass der hinterste Chordaabschnitt bereits zweischichtig geworden ist, bevor noch die beiden seitlichen Theile, die ihn zusammensetzen, sich in der Medianebene vereinigt haben. Das ergiebt sich mit voller Deutlichkeit aus den Querschnittsbildern, die Castle veröffentlicht hat. Textfig. 157 *A* zeigt die beiden Chordahälften durch den Urmundschlitz in der Medianebene noch getrennt, und trotzdem lässt sich, namentlich rechts, bereits eine dorsale und ventrale Chordazellschicht

unterscheiden. Weiter vorn aber ist zwar schon die Chorda als ein medianes, unpaariges Organ zu erkennen, da die Verwachsung der beiden Hälften sich hier schon vollzogen hat, doch ist die Zellplatte noch einschichtig (vergl. Textfig. 157 *B*).

Die Lagebeziehungen der medianen, unpaarigen Chordaanlage zu den benachbarten Organen und Geweben des Embryos sind nicht bei allen Ascidien völlig die gleichen, sondern unterliegen gewissen Schwankungen. Bei *Distaplia, Didemnum, Diplosoma* und vielleicht bei allen Embryonen, die sich aus einer Sterrogastrula entwickeln, liegt die Chordaanlage völlig im hinteren Körperabschnitt und reicht zuweilen nicht über das hinterste Drittel oder Viertel des Körpers nach vorn zu. Wo die Chordaanlage in der Cölogastrula auftritt, dehnt sie sich über einen grösseren Theil des Embryos aus und findet sich viel weiter vorn, stets auch in der vorderen Körperhälfte. In ganz jungen *Clavelina*-Embryonen reicht sie über den grössten Theil des Rückens, bis nahe an das Vorderende; dann zieht sie sich scheinbar immer mehr nach hinten zurück, weil der prächordale Theil des Embryos sich mächtig vergrössert (Fig. 21, 22, Taf. XXVII), und schliesslich erscheint sie fast ganz auf den Schwanztheil beschränkt. *Ciona* verhält sich, von gewissen unbedeutenderen Unterschieden abgesehen, ganz ähnlich (Textfig. 158 I, p. 753). Dass über die hintere Grenze der Chorda, auch bei *Clavelina*, nicht volle Gewissheit herrscht, ist bereits oben (p. 764) bemerkt worden. Hervorheben möchte ich aber an dieser Stelle noch, dass auch bei *Ciona* die Chorda jedenfalls nicht auf die vor dem Blastoporus gelegene dorsale Medianregion beschränkt ist, sondern noch weiter hinten, seitlich neben dem engen Urdarmcanal, liegen Chordazellen (vergl. Textfig. 157 *A*, p. 749).

Sehr wichtige Verschiedenheiten ergeben sich in Bezug auf das Verhalten der Chordaanlage zur Urdarmhöhle, beziehungsweise zur Kiemendarmhöhle. Es lassen sich hier zwei Entwickelungstypen unterscheiden. In Embryonen, die frühzeitig, schon auf dem Cölogastrulastadium, eine Urdarmhöhle bilden, betheiligt sich an deren Begrenzung in hervorragender Weise die Chordaanlage. Sie bildet auf einer grösseren oder kleineren Strecke das dorsale Dach des Archenterons, wie das in allen Abbildungen der betreffenden Embryonalstadien der *Clavelina*, *Ciona*, *Phallusia* klar zu erkennen ist. Erst nachträglich entsteht, wie das im vorhergehenden Abschnitt beschrieben wurde, ventral von der Chorda eine neue Entodermwand, durch die das Stützorgan von der nunmehr zur Vorderdarm- oder Kiemendarmhöhle gewordenen Urdarmhöhle endgültig geschieden wird. Indem die Kiemendarmhöhle auf den vorderen, die Chorda fast ganz auf den hinteren Körperabschnitt beschränkt bleiben, kann höchstens das Hinterende der Kiemendarmanlage vom vordersten Chordaabschnitt überdeckt werden. Unter dem weitaus grössten Theil der Chorda aber zieht das Schwanzentoderm als eine in der Regel zweireihige Zellplatte bis ans hinterste Ende des Embryos (vgl. oben, p. 760 fg.).

Den zweiten Typus zeigen die aus Sterrogastrulis hervorgegangenen Embryonen. Nach den übereinstimmenden Angaben von Davidoff und Salensky betheiligt sich bei *Distaplia*, *Diplosoma* und *Didemnum* die Chordaanlage auf keinem Stadium der Entwickelung an der Begrenzung der Urdarmhöhle oder, genauer ausgedrückt, der embryonalen Kiemendarmhöhle. Die mediane Gruppe von Chordazellen lässt sich erkennen, bevor noch ein Lumen (die spätere Kiemendarmhöhle) im soliden Entodermzellhaufen aufgetreten ist. Wenn später die Höhlung sich bildet, liegt von allem Anfang an zwischen ihr und der Chordaanlage mindestens eine Schicht von Entodermzellen; die Darmhöhle besitzt also sofort an allen Stellen ihre besonderen Wandungen, was bei den aus Cölogastrulis entstandenen Embryonen (*Clavelina*) erst auf einem späteren Stadium eingetreten ist. In dieser Beziehung erscheint also die Entwickelung der drei oben erwähnten Synascidien verkürzt. Bei *Distaplia* ist überdies die Chorda vollkommen an das Hinterende des Embryos, das zapfenartig wie ein besonderer Anhang hervorzutreten beginnt (Textfig. 160), gerückt, und unter ihr verläuft, wie oben (p. 761) schon auseinandergesetzt wurde, das Schwanzentoderm, das hier auf einer so hohen Ausbildungsstufe steht, wie sie sonst nirgends bekannt geworden ist. Davidoff, und Salensky ist ihm darin gefolgt, hält einerseits wohl mit Recht die Art der Chordaentwickelung bei *Distaplia* für stark cenogenetisch und zwar derartig umgestaltet, dass sie kaum noch die ursprünglichen Verhältnisse erkennen lässt, andererseits aber die Ausbildung des Schwanzdarms und dessen Lagebeziehung zur Chorda für ursprünglicher und nur wenig verändert. Es erscheint ihm besonders bemerkenswerth, dass die beiden Organe, deren Entwickelung sich so verschieden umgestaltet hat, in unmittelbarster Nachbarschaft nebeneinander liegen, und *Distaplia* lehrt, dass auch bei den in so vielfachen Beziehungen sehr weit veränderten Synascidien gewisse primitive Zustände sich in der Embryonalentwickelung erhalten konnten, die bei den sonst ursprünglicheren einfachen Ascidien verloren gegangen sind. Das besondere und wohlausgebildete Schwanzentodermrohr, das nach der Auffassung Van Beneden's und Julin's die Vorfahrenform der Ascidien besessen haben musste, ist unter allen Ascidien noch bei *Distaplia*-Embryonen am deutlichsten erhalten, und die Ontogenie dieser Synascidie bringt auch den directen Beweis dafür, dass das jetzt rudimentäre Schwanzentoderm der anderen Ascidienembryonen ursprünglich einen wahren Darm darstellte (Salensky).

Eine kurze Besprechung erfordert schliesslich noch die Art und Weise der Umwandlung des einschichtigen Chordazellstreifens zum Zellstrang. Es haben zuerst Van Beneden und Julin darauf aufmerksam gemacht, dass bei dieser Umbildung die Zellen sich in einer gesetzmässigen Weise und nicht regellos verschieben. Bei *Clavelina* fanden diese Forscher, dass eine rinnenförmige Einkrümmung der Chordaplatte die Zweischichtigkeit vorbereitet. Der Medianstreifen der Chordaanlage wölbt sich dorsalwärts vor, so dass die Rinne ventral

zu offen erscheint (Fig. 9 u. 10, Taf. XXIX). Da die Umbildung der Platte zum Strang von hinten nach vorn zu vorschreitet, lässt sich das Rinnenstadium nur vorn feststellen, wenn hinten bereits ein Chordastrang gebildet ist. Nach stärkerer Krümmung der Rinne stossen die Ränder ventral in der Medianebene aneinander, und damit ist ein zwei- eventuell mehrschichtiger Strang entstanden, indem gleichzeitig das ursprüngliche Lumen der Rinne schwindet. Auf dieses vorübergehende Vorkommen eines Lumens bei der Chordabildung ist mehrfach besonderer Nachdruck gelegt worden, und es scheint mir daher wichtig, hier darauf hinzuweisen, dass sich in dieser Beziehung nicht alle Ascidien gleichartig verhalten. Bei *Distaplia* und *Didemnum* fehlt das Stadium der rinnenförmigen Chorda und fehlt eine Chordahöhle; ja selbst bei *Clavelina* konnte Davidoff niemals eine deutlich ausgeprägte Chordarinne im vorderen Theil sehen. Bei *Distaplia* glaubt Salensky, gerade umgekehrt als es zu erwarten war, nur im hinteren Chordaabschnitt ein Lumen bemerkt zu haben. Bei *Ciona* fand zwar Castle vorn auf bestimmten Stadien die Rinne, am Hinterende aber muss die Bildung in einer anderen Art und Weise vor sich gehen, da hier, wie oben (p. 766) schon bemerkt wurde, die beiden seitlichen Chordastreifen jeder für sich zweischichtig werden, bevor sie sich noch in der Medianebene vereinigt haben (vergl. Textfig. 157 *A* u. *D*, p. 749).

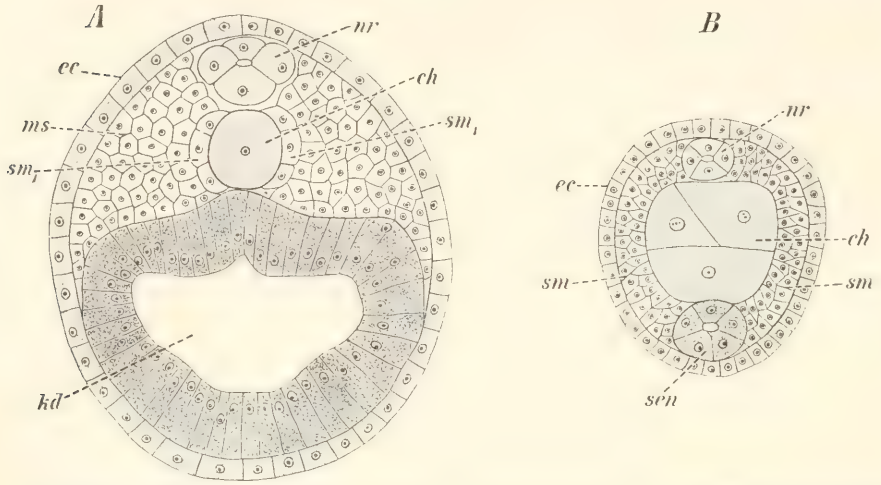
Die weitere Verschiebung der Zellen dieses zweischichtigen Chordastrangs zu einer geldrollenartigen, einfachen Reihe von eigenartig differenzirten Chordazellen erfolgt stets erst während der späteren Embryonalperiode, die im folgenden fünften Abschnitt behandelt ist. Hier aber möchte ich nur darauf aufmerksam machen, dass nicht alle alten Embryonen oder freien geschwänzten Larven diese Chordabildung aufweisen, sondern dass bei manchen Ascidien (*Molgula*) das axiale Organ eine auf dem Querschnitt mehrzellig erscheinende Röhre darstellt, deren Axe von einer eigenartigen Substanz erfüllt ist (p. 825).

d. Die Entwickelung des Mesenchyms und der Schwanzmusculatur.

Am Schluss des vorhergehenden Abschnitts (p. 745 u. fg.) ist beschrieben worden, in welcher Weise sich die Zellen, aus denen das Mesenchym und die Schwanzmusculatur später hervorgehen, von dem inneren Keimblatt aus differenziren. Ausser bei *Ciona*, bei der die Schwanzmuskelzellen nach Castle in letzter Instanz auf Elemente des äusseren Keimblatts zurückgeführt werden mussten, fanden wir stets die Mutterzellen für Musculatur und Mesenchym aus dem Entoderm entsprungen und auf jeder Seite des Embryos zu einem continuirlichen Zellstreifen oder zu einer Zellplatte verbunden. Salensky hat diese symmetrisch gelagerten Zellstreifen als Mesodermplatten bezeichnet, sie aber bei *Diplosoma* aus je einer Urmesodermzelle am hinteren Körperende abgeleitet. Es scheint, dass durchweg bei allen Ascidien die Aus-

wanderung und Umbildung entodermaler Elemente zu Mesodermzellen auf ein sehr frühes Embryonalstadium beschränkt ist, denn später findet man die der primären Leibeshöhle zugekehrte Fläche der Darmwandungen glatt und ohne jede Andeutung dafür, dass einzelne Zellen den epithelialen Verband verlassen könnten. Demnach ist die Zahl der Mesodermmutterzellen, die ursprünglich dem Entoderm angehört haben, verhältnissmässig recht gering, und wenn später die Mesenchymzellen in

Fig. 161.



A. Halbschematischer Durchschnitt durch den Vorderabschnitt eines *Clavelina*-Embryos, um die Mesenchymbildung zu zeigen. Das Vorderende der Chorda ist durchschnitten, und neben dieser erscheinen die vordersten Schwanzmuskelzellen. Circa $^{270}/_{1}$.
B. Halbschematischer Durchschnitt durch die Schwanzanlage eines *Distaplia*-Embryos. Circa $^{180}/_{1}$.
ch = Chorda; *ec* = Ektodermepithel; *kd* = Kiemendarm; *ms* = Mesenchym des Rumpfabschnitts; *nr* = Nervenrohr; *sen* = Schwanzentoderm; *sm* = Schwanzmesoderm; sm_1 = Schwanzmuskelzellen, die, die Chorda begleitend, bis in den Rumpfabschnitt vordringen (?).

sehr reicher Menge vorhanden sind, so ist das eine Folge der regen Vermehrung der bereits in die Leibeshöhle ausgewanderten Zellen.

Diese rege Zellvermehrung erscheint aber auf den vorderen Abschnitt der Mesodermplatten beschränkt, während sich der hintere ganz anders verhält. Dieser Vordertheil wurde als prächordales Mesoderm bezeichnet (Salensky), und es lässt sich gegen diese Benennung kaum ernstlich Widerspruch erheben, wenngleich häufig (*Clavelina*) das Vorderende der Chorda noch mehr oder minder weit in ihn hereinreicht. Man findet daher in gewissen Querschnitten durch den Embryo neben der Chorda zahlreiche, häufig in Theilung begriffene Mesodermzellen dicht gedrängt in mehreren Schichten übereinander gelagert (Textfig. 161 *A*). Zweckmässiger wäre daher wohl die Bezeichnung Rumpfmesoderm für den Vorderabschnitt der Mesodermstreifen, weil

er auf die Region beschränkt ist, die später zum Rumpf der freischwimmenden Larve wird. In diesem Rumpfmesoderm findet also eine lebhafte Zellvermehrung statt, und die primäre Leibeshöhle erscheint hier von grösseren oder kleineren Mesenchymzellen häufig vollkommen ausgefüllt, so dass keine merklichen Lückenräume bestehen bleiben (Textfig. 161 *A*). In älteren und grösseren Embryonen erweitert sich aber auch die Leibeshöhle sehr erheblich, und dann ist das niemals mehr der Fall, sondern die einzelnen Zellen oder Zellgruppen sind durch weitere und engere Zwischenräume getrennt. Diesen Mesenchymzellen des Rumpfes fällt weiterhin eine sehr wichtige Bedeutung zu, denn sie bilden ausser Binde- und Füllgewebe die Musculatur der ausgebildeten Ascidie, die allerdings nur spärlich verbreiteten besonderen Gefässwandungen der Blutbahnen, die Blutzellen und die Geschlechtsorgane.

Der hintere oder chordale Abschnitt der Mesodermstreifen, den Salensky Schwanzplatte nennt, verhält sich ganz anders als der vordere. Im Gegensatz zu diesem hören hinten häufig schon auf sehr frühem Embryonalstadium die Zelltheilungen auf, so dass auch in der freischwimmenden Larve, wenn das Schwanzmesoderm seine vollendetste Ausbildung erfahren hat, die Zahl der die Chorda begrenzenden musculösen Mesodermelemente nur eine verhältnissmässig beschränkte ist. Dagegen erfahren die Schwanzmesodermzellen eine eigenartige histologische Differenzirung und Anordnung, in der Art, dass sie sich zu einer Muskelplatte umformen und anordnen.

In den Embryonen der meisten Ascidien, vielleicht aller, scheint die Differenzirung der Zellen der Schwanzplatte zu musculösen Elementen am Hinterende zu beginnen und allmählich nach vorn zu vorzuschreiten. Auf einem ziemlich frühen Stadium dieser histologischen Umbildung ähneln die jungen Muskelzellen in sehr hohem Masse den das Nervenrohr zusammensetzenden Elementen (*Clavelina*, *Ciona*, *Molgula nana*), und daraus scheint mir die Annahme mancher Autoren sich zu erklären, dass für Nerven- und Muskelgewebe der Ascidien eine gemeinsame embryonale Anlage bestehe. Im weiteren Verlauf der Entwickelung verschwindet diese Aehnlichkeit aber wieder, und die Verschiedenheit der Muskel- und Nervenzellen wird umso auffallender, je mehr die Differenzirung ihrer Vollendung sich nähert.

Die geringere Zahl der Zellen im Schwanzmesoderm bedingt einmal eine vom Rumpfmesoderm verschiedene Anordnung und ermöglicht andererseits eine bedeutende Grössenzunahme und Streckung der einzelnen Elemente. Die Schwanzplatte ist einschichtig und infolge der bedeutenden Längsstreckung verhältnissmässig sehr schmal, so dass sie in der Regel nur drei Zellen breit erscheint und am äussersten Caudalende in zwei oder auch nur eine Zelle ausläuft.

Mehrere Autoren haben Abbildungen veröffentlicht, in denen die Schwanzplatten viel breiter und aus beträchtlich mehr Zellen zusammengesetzt gezeichnet sind. Nach Kupffer's allerdings längst als irr-

thümlich erkannten Angaben müssten die Schwanzplatten des geschwänzten *Ciona*-Embryos mindestens fünf bis sechs Zellen breit sein, und auch bei *Amaroucium* zeichnen Maurice und Schulgin die Schwanzmusculatur in einer ähnlichen Breite. Nach Reichert müsste die Chorda bei Larven und Embryonen des *Botryllus violaceus* von einem continuirlichen, auch dorsal und ventral geschlossenen Muskelschlauch umgeben sein, der auf dem Querschnitt mindestens aus acht Zellen, links nnd rechts aus je vier, besteht. Da aber Reichert sowohl das caudale Entoderm als das dorsale Nervenrohr des Schwanzes völlig übersehen hat, ergab sich von vorn herein, so wie es später Pizon auch thatsächlich nachgewiesen hat, die grosse Wahrscheinlichkeit des Vorkommens von dreireihigen Schwanzplatten. Anders scheinen allerdings die Verhältnisse bei den Embryonen von *Fragaroides elegans* zu liegen, bei denen Lahille (1900) noch im voll entwickelten Ruderschwanz der Larve jedes Muskelband, wenigstens an der Schwanzwurzel, acht Zellen breit fand. Und noch grösser ist die Zellenzahl bei *Distaplia* (siehe weiter unten, p. 773 u. p. 826).

Da bei dem Längenwachsthum des Schwanzes die Zellenzahl der Schwanzplatte gar nicht oder nur in unerheblicher Weise zunimmt, strecken sich die späteren Muskelelemente ebenfalls oft sehr erheblich in die Länge, indem sie sich dabei gegeneinander verschieben können (Fig. 1, Taf. XXVIII). Da, wie erwähnt, die Differenzirung der noch indifferenten Schwanzmesodermzellen zu musculösen von hinten nach vorn zu vorschreitet, trifft man am Vorderende der Chorda jüngerer Embryonen noch solche Zellen, die den benachbarten Mesenchymzellen des Rumpfes in hohem Masse ähnlich sehen. Es ist mir zweifelhaft, dass diese an dem vordersten Chordaende gelegenen jungen Muskelzellen vom hinteren Leibesabschnitt aus sich bis hierher nach vorn vorgeschoben haben könnten, vielmehr glaube ich, dass es die in der Tiefe, beim Stützorgan liegenden Zellen des Rumpfmesoderms selbst sind, die sich in einer von den mehr peripher gelagerten Zellen verschiedenen Weise differenzirten. Daraus wäre zu schliessen, dass eine vollkommen scharfe Trennung zwischen den beiden hier unterschiedenen Abschnitten der Mesodermstreifen nicht besteht, sondern dass beide in der Mitte des Embryos innig miteinander zusammenhängen. Erst in späteren Stadien, nachdem einerseits die Muskelzellen, andererseits das Mesenchym sich ausgebildet haben, fehlt jeder Uebergang, und Rumpfmesoderm und Schwanzplatten sind in jeder Beziehung durchaus scharf voneinander geschieden.

Kupffer (1870) hatte in nicht mehr ganz jungen geschwänzten *Ciona*-Embryonen sowie auf früheren Stadien das Schwanzmesoderm zweischichtig gefunden, obwohl es in Wirklichkeit nur aus einer einzigen Lage von Muskelzellen besteht. Bei der Untersuchung von optischen Durchschnitten von Totalpräparaten ist ein solcher Irrthum immerhin leichter zu begehen; er ist übrigens Kupffer in derselben Arbeit noch mehrfach untergelaufen, denn auch die Kiemendarmanlage zeichnet er zwei-

und mehrschichtig, obgleich sie doch nur überall aus einer Zelllage sich aufbaut. Bedeutungsvoller erscheinen daher die Angaben Davidoff's für *Distaplia*, denn bei dieser Synascidie zeigen die in sorgfältiger Weise ausgeführten Querschnittserien durch die junge Ruderschwanzanlage allenthalben ein zwei- oder dreischichtiges Schwanzmesoderm (vergl. Textfig. 161 *B*). Die einzelnen Zellen in den Schwanzplatten sind im Vergleich zu den Chordazellen desselben Embryos ausserordentlich klein und auch viel weniger umfangreich, als sie sonst bei gleichalterigen Embryonen anderer Ascidien zu erscheinen pflegen. Gegen Ende der Embryonalzeit müssen sich wohl diese Schwanzmesodermzellen zu einer einschichtigen Lage verschieben, denn nach Della Valle stellt jedes Muskelband des Ruderschwanzes der freischwimmenden Larve eine einschichtige Zellplatte dar, in der auf dem Durchschnitt allerdings oft mehr als zwei Dutzend Elemente zu zählen sind.

5. Die Entwickelung zur geschwänzten freischwimmenden Larve.

Während der letzten Embryonalzeit prägt sich der Gegensatz zwischen Rumpf- und Schwanzabschnitt immer schärfer aus. Da der Follikel den ganzen Embryo fest umschliesst, kann der sich so überaus rasch und mächtig verlängernde Schwanz nicht in einer geraden Richtung fortwachsen, sondern muss sich bogenförmig krümmen, um, der Ventralseite des Rumpfes fest angeschmiegt, dicht unter dem Follikel nach vorn zu sich auszudehnen. Dabei verlässt er gewöhnlich die Medianebene und gelangt an eine Seitenwand des Rumpfes, bei *Clavelina* an die rechte. Doch ist diese asymmetrische Verlagerung häufig nur sehr wenig ausgeprägt, so dass der Schwanzabschnitt nahezu in der Medianebene verläuft. In Bezug auf den Grad der Verschiebung des Schwanzes aus der Mittelebene scheinen nicht unbedeutende individuelle Verschiedenheiten bei den verschiedenen Embryonen einer Species zu bestehen, und bei *Clavelina* z. B. trifft man gelegentlich Embryonen, deren Schwanzende statt der normalen rechtsseitigen Lage einen fast genau medianen Verlauf zeigt. Auch verändert sich hier während der Embryonalentwickelung die Lage des Schwanzes mehr oder minder erheblich, und zwar in der Art, dass bei den älteren, zum Ausschlüpfen bereiten Embryonen unverkennbar die Neigung besteht, dem Schwanzabschnitt einen medianen Verlauf zu geben. Dieser wird oft nur dadurch gestört, dass der Haftfortsatz am Vorderende des Rumpfes seitlich beim Schwanz vorbei wächst.

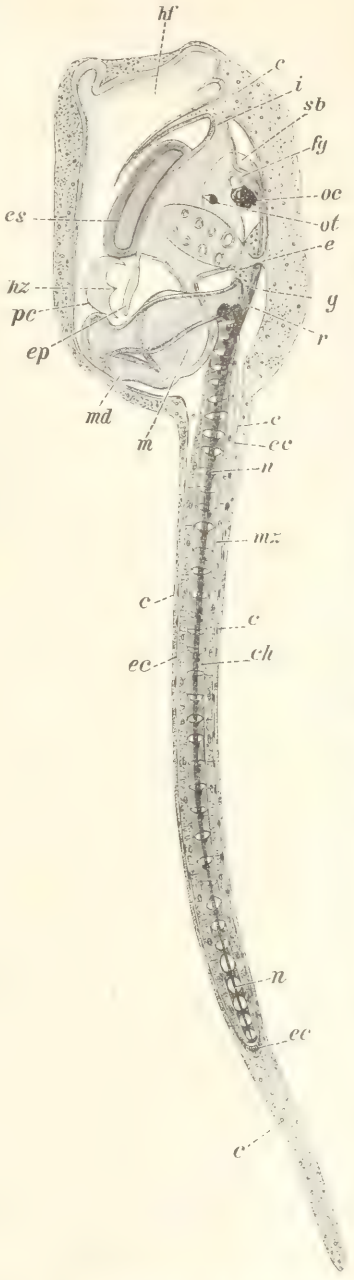
Bei der weiteren Längsstreckung des Schwanzes biegt das Vorderende schliesslich nach der Rückenseite um und wächst, wenn es dort auf den Follikel trifft, diesem entlang nach hinten zu. Nach vollendetem Wachsthum umgiebt somit der Schwanzabschnitt kranzförmig den Rumpf, und in vielen Fällen hat sich das hinterste Ende so weit gestreckt, dass

es bis in die Nähe des Chordaanfangs gelangt (Fig. 3, Taf. XXVIII). Der Schwanz bildet dann eine nahezu ganz geschlossene, kreisähnliche oder elliptische Figur und übertrifft den Vorderabschnitt um ungefähr das $2^1/_4$—$2^1/_2$fache an Länge. Dass der Schwanz sich so bedeutend verlängert, dass er – abgesehen von seinem lediglich durch den Cellulosemantel gebildeten hintersten Endabschnitt — eine zweite Spiraltour zu beschreiben beginnt und auf dieser ein erhebliches Stück fortwächst, ist mir nicht bekannt geworden. Trotzdem kann das Ruderorgan, nachdem der Embryo den Follikel gesprengt hat, zuweilen eine verhältnissmässig sehr bedeutende Länge erreichen. Bei *Botryllus violaceus* z. B. übertrifft es, nach den Abbildungen Reichert's zu urtheilen, die Rumpflänge um mehr als das Vierfache, und ähnlich berichtet Darwin von einer *Synoicum* nahe stehenden Synascidienlarve, deren Schwanz ungefähr fünfmal so lang als der „oblonge Kopf" ist. Sehr oft ist aber der Schwanz beträchtlich kürzer, und dann bildet er auf dem letzten Embryonalstadium einen Bogen, der sich nur über einen Theil des Umfangs des Rumpfes ausdehnt. Bei *Distoma mucosum* reicht er auf der Ventralseite des Rumpfes nur bis zu dessen Vorderende, ohne sich auf die Dorsalseite hinüberzuschlagen, und wird daher nur etwa $1^1/_4$—$1^1/_2$mal so lang als der Vorderkörper (Drasche). Aehnliche Grössenverhältnisse kehren bei Embryonen und Larven sehr vieler Ascidien wieder (manche *Didemnum*, *Diplosoma*, *Distaplia*, *Cystodytes durus* u. s. w.). Uebrigens bleibt das Verhältniss der Schwanz- und Rumpflänge während der letzten Embryonalzeit und während der freien Larvenperiode nicht unverändert das gleiche. Mit der oft sehr mächtigen Ausbildung des äusseren Cellulosemantels, die in diese Zeit fallen kann, ändern sich diese Beziehungen nicht unerheblich.

Es ist schon im vorigen Abschnitt (p. 751) darauf hingewiesen worden, dass der Schwanzabschnitt während seiner bedeutenden Längsstreckung eine Drehung um seine eigene Axe erfährt, und zwar beträgt sie etwa 90°. Die Zahl der Ascidien, bei denen diese Rotation festgestellt worden ist, ist ausserordentlich gering; aber es liegt vielleicht die Annahme nahe, dass die Drehung des Schwanzes eine allgemein verbreitete Eigenthümlichkeit aller Larven sein und überall in demselben Sinne erfolgen möchte, denn es ist mir nicht bekannt, dass bei irgend einer Ascidie ein ganz gerader Verlauf des Ruderschwanzes erwiesen worden wäre. Die Axendrehung erfolgt immer in der Weise, dass nach Sprengung des Follikels und Streckung des Ruderorgans das ursprünglich median und dorsal verlaufende Nervenrohr des Rumpfes bei der freischwimmenden Larve im Ruderschwanz vollständig nach links hinüberrückt, während der caudale Entodermstrang an der gegenüberliegenden Seite verläuft, die der rechten des Rumpfes entspricht (Textfig. 162). Diese Drehung des Larvenschwanzes muss als um so bedeutungsvoller erscheinen, da sie durchaus zu dem gleichen Verhalten führt, das wir oben (p. 85) bei den Appendicularien feststellen konnten. Ein Unterschied

besteht nur darin, dass bei diesen letzteren der vom Rumpf ganz scharf abgesetzte Ruderschwanz in allen seinen Theilen, vom vordersten bis zum hintersten Ende, ganz gleichmässig um 90° sich dreht, während bei den Ascidienlarven im vorderen Schwanzabschnitt erst ganz allmählich durch Torsion um die Axe die endgiltige asymmetrische Lage gewonnen wird. Im Bereiche des vordersten Chordaendes liegt im Rumpf jüngerer Embryonen das Nervenrohr noch ziemlich genau median und dorsal über den Chordazellen (vergl. Textfig. 161, p. 770), und erst weiter hinten verschiebt es sich asymmetrisch.

Fig. 162.



Freischwimmende Larve der *Clavelina lepadiformis*, von links gesehen. $^{95}/_{1}$.
c = Aeusserer Cellulosemantel; *ch* = Chorda; *r* = Egestionsöffnung; *cc* = Ektodermales Hautepithel; *ep* = Epicard; *es* = Endostyl; *fg* = Flimmergrube; *g* = Rumpfganglion; *hf* = Haftfortsatz; *hz* = Herzwand; *i* = Ingestionsöffnung; *m* = Magen; *md* = Mitteldarm; *mz* = Muskelzellband des Ruderschwanzes; *n* = Nervenrohr; *oc* = Auge; *ot* = Otolith; *pc* = Pericardialwand; *r* = Rectum; *sb* = Sinnesblase.

Wie in einem folgenden, die Bildung des Cellulosemantels behandelnden Theil dieses Abschnitts (p. 789 u. fg.) genauer dargelegt ist, bildet sich in der ursprünglichen Medianebene des Schwanzes über dem Nervenrohr und dem Caudalentoderm in älteren Embryonen ein flossenförmiger Saum der äusseren Cellulosemantelsubstanz aus; und damit hängt es zusammen, dass das Ruderorgan, so lange der Embryo vom Follikel umschlossen wird, eine ganz bestimmte Lage zu diesem letzteren einnimmt. Die eine Seite des Schwanzes (bei *Clavelina* die rechte) schmiegt sich der Innenseite des Follikels, die andere dem Rumpfabschnitt dicht an, während in der Medianebene dorsal und ventral über dem Ektodermepithel genügend Raum frei bleibt, damit der Flossenkamm sich ausbilden könne. Dieser letztere liegt also ziemlich dicht dem Follikel an und wird auch von ihm häufig in seiner Form beeinflusst, so dass erst

nach dem Freiwerden der Larve die normale, regelmässige Gestalt des Ruderschwanzes gewonnen erscheint.

Schon während der letzten Embryonalperiode, nachdem die Fibrillen der Schwanzmusculatur sich entwickelt haben, bemerkt man lebhaft zuckende Bewegungen des Schwanzabschnitts, die dahin zielen, den Follikel zu sprengen, indem bald dieser, bald jener Theil der bereits recht fein und membranartig gewordenen Hülle von innen her einem starken Druck ausgesetzt wird. Reisst der Follikel auch nur an einer beschränkten Stelle entzwei, so befreit sich die Larve (*Clavelina*) in wenigen Secunden und schlüpft aus. Der Schwanz, der, von dem Follikel umschlossen, vorher den Vorderleib umkreist hatte, streckt sich augenblicklich gerade und bewegt die Larve durch seine Schläge zumeist recht rasch und gewandt schwimmend umher. Der Uebergang vom Embryonalleben zum freien Larvenstadium ist also in jedem einzelnen Fall ein sehr plötzlicher und scharf markirter. Andererseits darf nicht übersehen werden, dass selbst die verschiedenen Larven einer Species nicht immer im Momente des Ausschlüpfens alle ihre Organe auf genau dem gleichen Entwickelungsstadium stehend zeigen. Bei *Clavelina* habe ich das häufiger beobachtet und bereits vor zwanzig Jahren erwähnt, dass zuweilen die Larven erst so spät ausschlüpfen, dass manche Organe bereits auf einem vorgerückteren Entwickelungsstadium stehen, als es andere Larven zeigen, die sich schon festgesetzt haben. Ich führe dieses verspätete Freiwerden in erster Linie darauf zurück, dass in manchen Fällen der Follikel besonders fest und widerstandsfähig und die Schwanzmusculatur vielleicht gleichzeitig auch weniger kräftig entwickelt sein möchten, so dass es besonders langer und angestrengter Arbeit bedarf, bis die Sprengung der Hülle erzielt wird. Im folgenden, 6. Abschnitt werde ich darauf aufmerksam machen, dass es dem Embryo zuweilen überhaupt nicht gelingt, sich aus dem Follikel zu befreien.

Wenn derartige weitgehende individuelle Verschiedenheiten in Bezug auf die Höhe der Ausbildungsstufe der Organe bei der freischwimmenden Larve vorkommen, wird es als selbstverständlich erscheinen müssen, dass noch bedeutendere Unterschiede sich bei den Larven der verschiedenen Species finden. Auf solche Verschiedenheiten, die z. B. auf eine sehr frühe oder etwas später auftretende Knospenbildung mancher Embryonen und Larven der Synascidien zurückzuführen sind, soll hier nicht eingegangen werden. Sie fallen zwar schon bei flüchtiger Betrachtung der äusseren Larvenform sehr merklich ins Auge, finden aber doch erst in dem die Knospung behandelnden Capitel später ihre hinreichende Erklärung. Bei der ausserordentlich geringen Zahl der Ascidienarten, deren Larven bisher eingehender untersucht worden sind, muss ich mich auf wenige Beispiele beschränken, um die bedeutenden Verschiedenheiten der Organisation der freischwimmenden Larven darzuthun. In erster Linie werden wir uns an die Unterschiede zu halten haben, die die Aus-

bildung des Kiemenkorbs und des Verdauungstractus aufweist, denn hierin bestehen die grössten Mannigfaltigkeiten.

Am einfachsten und wenig umfangreichsten entwickelt erweist sich der Kiemen- und Darmapparat bei den Larven der *Ciona*, *Ascidia mentula*, *Phallusia* und einigen anderen. Kupffer hatte weder bei *Ciona* (1870) noch bei *Ascidia* (1872) auf dem freischwimmenden Larvenstadium eine Andeutung von Kiemenspalten beobachtet. Spätere Untersucher aber, die die *Ciona*-Larven in Schnitte zerlegten, fanden sie vor. Julin (1899) konnte jederseits einen deutlichen Spaltraum erkennen, der die Peribranchialeinstülpung mit der Kiemendarmhöhle verband, Selys-Longchamps (1900) fand aber allerdings noch keine wahren Kiemenspalten, sondern sah jederseits nur zwei entodermale Ausstülpungen, die primären Kiemengänge, die noch nicht in die Peribranchialräume durchgebrochen waren. Es scheinen also bei *Ciona* in dieser Beziehung individuelle Verschiedenheiten vorzukommen. Etwas höher organisirt ist der Kiemendarm bei *Phallusia*-Larven. Bei diesen sah Kowalevsky die beiden Peribranchialbläschen zwar noch getrennt links und rechts nach aussen münden, andererseits aber durch deutliche schlitzförmige Spalten nach innen zu in die Kiemendarmhöhle geöffnet. Die Larven der *Styelopsis grossularia* tragen jederseits nur eine Spalte, die der meisten anderen Monascidien aber zwei.

Beträchtlich höher entwickelt ist der Kiemendarmapparat in *Clavelina*-Larven. Im Gegensatz zu den Angaben älterer Autoren fand Seeliger jederseits bereits zwei Reihen von je vier bis fünf Kiemenspalten und die beiden Peribranchialräume bei vielen Larven, freilich nicht bei allen, bereits dorsal zu einem unpaaren Cloakenraum verbunden. Der Verdauungstractus erwies sich in Oesophagus, Magen, Mittel- und Enddarm gegliedert, Herz, Pericard und Epicard waren gesondert (Textfig. 162; Fig. 4, Taf. XXVIII). Noch vollkommener ausgebildet ist der Kiemendarm der *Cystodytes*-, *Leptoclinum*-, *Diplosoma*- und *Distaplia*-Larven, denn bei diesen sind bereits die vier Kiemenspaltenreihen, die die entwickelte Ascidie auszeichnen, vorhanden (vergl. Textfig. 163), und ähnlich erweist sich auch die *Perophora*-Larve. Vier Kiemenspaltreihen, von denen eine jede eine recht ansehnliche Zahl Perforationen aufweisen kann, zeigen auch die freischwimmenden Larven mancher anderen Synascidien, die im ausgebildeten Zustand eine beträchtlich grössere Zahl Spaltenreihen besitzen. Lahille zeichnet ein solches Verhalten bei den Larven von *Fragarium elegans* (Textfig. 163*G*) und *Amaroucium Nordmanni* (Textfig. 163*I*), und es ist nicht auf diese hier besonders angeführten Arten beschränkt (z. B. *Colella*).

Diese eben angedeuteten Verschiedenheiten in der Organisation der freischwimmenden Larve lassen errathen, dass für die Darstellung der Entwickelungsvorgänge, die in diesem Abschnitt zu behandeln sind, eine gewisse Schwierigkeit besteht. Bis zu welchem Stadium soll hier die Entwickelung der Organe verfolgt werden, wenn die Larven verschiedener

Species sich so sehr verschieden verhalten, und wenn die Entwickelungsvorgänge, die sich bei den einen schon während der freischwimmende Periode vollziehen, bei den andern erst nach der Festsetzung in Erscheinung treten? Ich werde im Allgemeinen versuchen, in diesem Abschnitt auch noch die vorgerückteren, wenn auch nur bei vereinzelten Larvenarten auftretenden Entwickelungsstadien der verschiedenen Organe zu besprechen, die Beschreibung also bis zu einem möglichst hohen Endstadium zu führen. Es wird im Einzelnen besonders darauf hinzuweisen sein, wenn die beschriebene Entwickelungsstufe eines Organs bei gewissen Ascidien erst auf dem späteren, festsitzenden Stadium erreicht wird.

Trotz dieser Verschiedenheiten in der Organisation zeigen die freischwimmenden Larven der Ascidien eine gewisse Uebereinstimmung in ihrer äusseren Gestalt. Diese ist in erster Linie durch die Sonderung des Körpers in die beiden Abschnitte bestimmt. Wenn auch der Rumpf schon in Folge der erwähnten Verschiedenheiten seines Baues eine gewisse Variabilität der Form zeigt, so kann doch seine Gestalt als eine vorherrschend kugelähnliche oder auch eiförmige bezeichnet werden. Hat der Cellulosemantel, wie es häufig der Fall ist, schon während des freien Larvenlebens eine ansehnliche Dicke im Rumpfabschnitt erlangt, so bestimmt er in ganz erheblicher Weise die äussere Form. Gleichartiger als der Vorderkörper erweist sich die Gestalt des Ruderschwanzes. Stets ist dieser in seitlicher Richtung mehr oder minder auffallend comprimirt, da in der Medianebene der äussere Cellulosemantel sich in der vorhin schon angedeuteten Weise flossenartig erhebt; hinten endigt er lanzettförmig zugespitzt. Schwanz und Rumpf erscheinen nicht immer äusserlich gleich scharf voneinander abgegrenzt und geschieden, sondern zuweilen ist gerade an dieser Uebergangsstelle der Cellulosemantel besonders mächtig, so dass das Hinterende des Rumpfes ganz allmählich in das flache Ruderorgan ausläuft.

Ueber die Zeitdauer der Embryonalentwickelung liegen nur wenige ganz zuverlässige Angaben vor. Sie beziehen sich alle auf solche Ascidien, deren Eier in ungefurchtem Zustand abgelegt werden und ihre Entwickelung frei im Meerwasser durchlaufen. Zumeist lässt sich bei diesen sehr leicht die künstliche Befruchtung mit Erfolg ausführen, und damit ist eine vollständig genaue Altersbestimmung eines jeden Stadiums möglich. Allerdings bestehen auffallend grosse individuelle Verschiedenheiten in Bezug auf die Entwickelungsdauer. Das erweisen besonders die zahlreichen Angaben über die *Ciona intestinalis*. Ich hatte in Triest häufig die Eier dieser Ascidie künstlich befruchtet und nachher in verschiedene Gläser vertheilt. Geschah die Entwickelung in den kalten Kellerräumen des Aquariums, so fand ich erst nach 24 Stunden oder noch später die ersten freischwimmenden Larven. In Parallelzuchten, die sich tagsüber in dem bis auf 25° C. erwärmten

Laboratoriumsraum befanden, traten diese Larven schon nach 11—12 Stunden auf. In übereinstimmender Weise fand Castle, dass die *Ciona* an der amerikanischen Küste der Atlantis (über die regelmässige Laichzeit siehe oben, p. 724) in 12 Stunden die Entwickelung vom befruchteten Ei bis zum völlig ausgebildeten Embryo durchläuft, und dass in der ersten Nacht, 12—24 Stunden nach dem Beginn der Furchung, die Larven frei würden. Auffallend langsam entwickelt sich nach Kupffer (1870) die *Ciona canina* in der Ostsee. Die Larve schlüpft erst zwischen der 48. und 60. Stunde aus, „nachdem sie vorher durch einige Stunden Streckbewegungen gezeigt hatte, wobei sie die ursprüngliche Eihaut in die Länge dehnte. Sobald sie frei geworden, beginnt sie nicht gleich lebhaft zu schwimmen, sondern liegt erst ziemlich ruhig da".

Vollzieht sich die Embryonalentwickelung innerhalb des Mutterthieres, so ist die Feststellung der Entwickelungsdauer der einzelnen Stadien beträchtlich schwieriger, und genauere und zuverlässige Angaben sind mir überhaupt nicht bekannt geworden. Wenn die Entwickelung des *Ciona*-Embryos gelegentlich in einem Dutzend Stunden sich vollenden kann, so erklärt sich das daraus, dass die freischwimmende Larve dieser Ascidie, wie wir oben sahen, auf einem verhältnissmässig noch wenig hohen Stadium der Ausbildung steht und Herz und Kiemendarm in der Entwickelung noch wenig vorgeschritten zeigt. Wo diese Organe, wie bei den meisten Synascidienlarven, viel vollkommener ausgebildet sind, wird sicher auch die Dauer der Embryonalentwickelung, die in bestimmten Bruträumen der Elternthiere geschieht, eine wesentlich längere sein.

a. Das ektodermale Hautepithel.

Nachdem das Nervenrohr sich geschlossen hat, geht allmählich das äussere Epithel des jungen Embryos fast gänzlich in das Hautepithel der Larve über; nur die Wandungen der Peribranchialräume und Cloake und die Mundbucht entstehen noch während der späteren Embryonalzeit aus dem Ektodermepithel durch Einstülpungen. Die ektodermale Leibeswand bleibt während dieser Entwickelungsperiode an allen Stellen durchaus einschichtig. Die Zellen werden fast allenthalben erheblich kleiner, indem sie sich zu wiederholten Malen theilen und dabei die im Plasma aufgespeicherten Dotterschollen verbrauchen.

Am einfachsten bleibt das Hautepithel während der Embryonalentwickelung im Schwanzabschnitt. Es flacht sich hier namentlich an den Seiten des Ruderorgans sehr bedeutend ab und wird zu einem feinen Plattenepithel, in dem die Kerne in weiten Abständen voneinander stehen. Nur in der Medianebene, in einer schmalen Zone ventral und dorsal, bleibt es etwas dicker, und hier liegen die Kerne auch dichter nebeneinander (Fig. 5, Taf. XXVIII). Zuweilen (*Molgula nana*) nehmen diese Kerne eine ziemlich unregelmässige, lappenförmige Gestalt an, ein

Beweis dafür, dass das Epithel des Ruderschwanzes zu weiteren histologischen Umbildungen nicht mehr befähigt ist (Textfig. 173). Das flache Ektodermepithel im Schwanz wurde von den meisten älteren Autoren (Reichert) vollkommen übersehen.

Während das Hautepithel des Schwanzes einen einfachen, glatten, straff ausgespannten Schlauch darstellt, der die Muskelbänder, Nervenrohr, Caudalentoderm und Chorda umhüllt, faltet sich die ektodermale Leibeswand des Rumpfes in eigenartiger Weise ein und aus, so dass Haftfortsätze und Haftpapillen entstehen, in deren Bereich zum Theil auch die Zellen in histologisch besonderer Art differenzirt sind.

Am besten bekannt ist die Entwickelung des Haftapparats bei *Clavelina*. In der vorderen Ektodermwand älterer Embryonen dieser Ascidie bemerkt man gewöhnlich drei verdickte Stellen, an denen grössere Cylinderzellen liegen, während im ganzen übrigen Bereich das Ektoderm bei zunehmender Grösse des Rumpfes immer mehr sich verdünnt hatte und aus kleinen Zellen besteht. Bald erheben sich an diesen Stellen drei kleine Papillen, die als Haftpapillen zu bezeichnen sind. Gleichzeitig vergrössert sich auch die ganze ektodermale Vorderwand, an der die Haftpapillen sitzen, und entfernt sich immer mehr von dem den Endostyl bildenden Theil des Kiemendarms, dem sie vorher ziemlich dicht anlag. So wird im vordersten Embryonalabschnitt die primäre Leibeshöhle ausserordentlich umfangreich und erfüllt den sogenannten Präorallobus oder Kopflappen (praeoral lobe, mamelon céphalique), der die Haftpapillen trägt. Dicht hinter der eben entstandenen Mundbucht tritt nun im Ectoderm eine Furche auf, die parallel zum Endostyl an der Ventralseite allmählich nach hinten zu vorschreitet und den Kopflappen von dem Rumpf abzuschnüren beginnt. Bei *Clavelina*-Larven ist diese Abtrennung in der Regel ziemlich weit fortgeschritten, so dass beide Theile nur noch an einer wenig umfangreichen Stelle ventral und hinten miteinander im Zusammenhang stehen. Der auf diese Weise abgeschnürte Kopflappen des Embryos wird weiterhin zu dem von mir als Haftfortsatz oder Haftstolo bezeichneten Gebilde. Die drei Papillenanlagen desselben grenzen sich schärfer voneinander ab und können sich zu ganz ansehnlichen Zapfen erheben, zwischen denen das Schwanzende hindurchzieht (Fig. 3, Taf. XXVIII). Häufig bleiben die Papillen nur sehr klein und niedrig, stets aber finden sich in ihrem Epithel Drüsenzellen eingelagert. Uebrigens zeigen die Art und Weise der Ausbildung des Haftstolos und der Papillen bei *Clavelina* eine bedeutende Variabilität (vergl. Fig. 4, Taf. XXVIII; Textfig. 162, p. 775).

Bei vielen einfachen Ascidien (*Phallusia mammillata* nach Kowalevsky und Krohn, *Ciona canina*, *Ascidia mentula* nach Kupffer) steht der gesammte Haftapparat der freischwimmenden Larve erst auf der Ausbildungsstufe, die die *Clavelina*-Embryonen schon geraume Zeit vor dem Ausschlüpfen erreicht haben. Zwar finden sich auch dort drei mehr oder minder weit vorspringende Haftpapillen, aber der Präorallobus wölbt

sich noch, und zwar bei *Ciona* ganz besonders weit, als ein einheitlicher Lappen über das ganze Vorderende der Larve, ohne noch durch eine Furche zu einem besonderen Haftstolo abgetrennt zu sein. An den drei kegelförmigen Haftpapillen der *Ciona canina* fand Kupffer je einen „auf leichter Einschnürung aufsitzenden Knopf, der mehrere kurze, starre, spitze Borsten trägt", während Kowalevsky's Abbildungen von *Ciona intestinalis* von diesen Einzelheiten nichts erkennen lassen. Die kürzeren Papillen der *Phallusia* sollen nach Krohn am freien Ende eine kleine, saugnapfartige Vertiefung aufweisen.

Die meisten Synascidienlarven zeigen das Ektodermepithel der ursprünglich vorderen Embryonalregion beträchtlich complicirter gestaltet, wenn es sich in den Haftapparat umbildet. Besonders Lahille (1890) hat eine Reihe Abbildungen von vorgerückteren Embryonalstadien und freischwimmenden Larven veröffentlicht, die den Haftapparat mit aller Deutlichkeit erkennen lassen (Textfig. 163) und weitgehendere Schlussfolgerungen gestatten. Auch die Untersuchungen Salensky's über *Distaplia*, *Diplosoma* und *Didemnum* liefern in dieser Frage werthvolles Material.

Zumeist sind es die Haftpapillen, die eine vollkommenere Ausbildungsstufe erreichen, indem sie sich zu länger oder kürzer gestielten Gebilden umwandeln, die an ihren äusseren Enden je ein saugnapfartiges Organ tragen. Der Rand des Saugnapfes ist gewöhnlich glatt, in manchen Fällen aber mehr oder minder regelmässig, seichter oder tiefer, in eine Anzahl Lappen gespalten (*Diplosoma Listeri*). Manchmal erhebt sich in der Mitte des Saugnapfes ein frei emporragender conischer oder zungenförmiger Zapfen (*Didemnum*, *Distaplia* und andere; vergl. Textfig. 163). Bei manchen Larven sitzen die Saugnäpfe nicht an der Spitze schlauchförmiger schlanker Stiele, sondern an sehr umfangreichen, blasenförmig aufgetriebenen Fortsätzen die mit dem ursprünglichen Präorallappen nur durch ganz enge Halstheile verbunden sind (*Distaplia*). Bei vielen Synascidienlarven sind freilich auch wieder die Papillen, sowie in der Regel bei den Monascidien, klein und nur wenig vollkommen ausgebildet (Botryllidae).

Im Bereiche der Papillen verändert sich die histologische Beschaffenheit des Ektodermepithels. Die Einschichtigkeit wird zwar überall gewahrt, aber die Zellen, die die Sauggrube oder die Papille bilden, sind gewöhnlich viel höher cylindrisch oder prismatisch als die übrigen Elemente des Haftapparates. Zumeist finden sich an diesen Stellen auch Drüsenzellen in grösserer oder geringerer Anzahl vor; ihre secretorische Thätigkeit scheint aber erst dann einzutreten, wenn die Festheftung der Larve erfolgen soll (vergl. weiter unten Textfig. 175). Bei *Distaplia magnilarva* liegen die Drüsenzellen, wie es nach den Angaben Salensky's scheint, nur im Zapfen, der in der Mitte der Sauggrube sich erhebt.

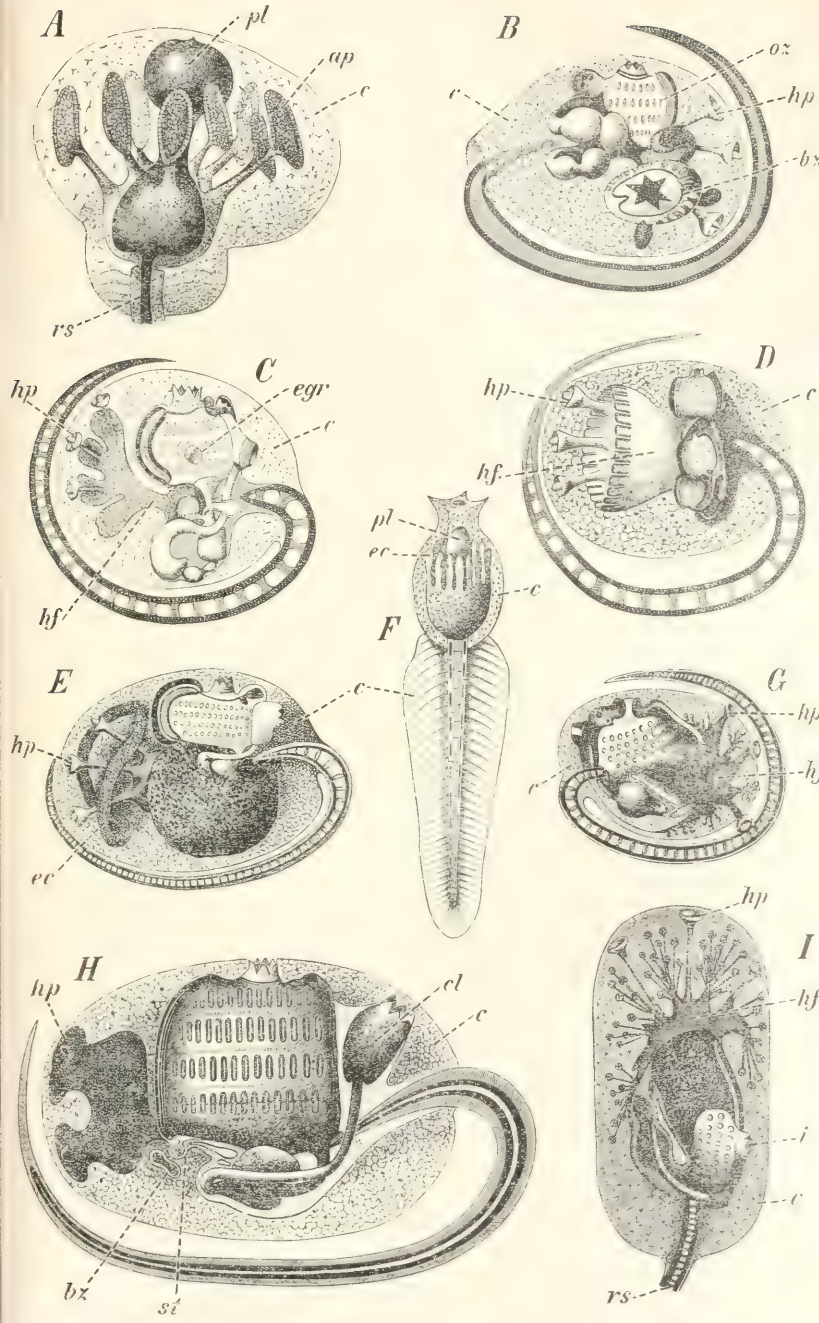
Der ursprüngliche Präorallappen des Embryos, der bei der Larve, als Haftfortsatz oder Haftstolo im engeren Sinne, die drei

Papillen trägt, ist bei vielen Synascidienlarven nur sehr wenig umfangreich (Textfig. 163). Das scheint z. B. bei manchen Botrylliden der Fall zu sein, bei denen gleichzeitig auch die Papillen klein sind, so dass hier der gesammte Haftapparat nur wenig hervortritt. Auch bei den Larven des *Diplosoma Listeri* ist der eigentliche Haftfortsatz nur sehr klein, denn der embryonale Präorallappen ist hier grösstentheils bei der Bildung der drei Haftpapillen aufgebraucht worden, die lange, an den Enden mächtige Saugscheiben tragende Schläuche darstellen. Uebrigens bedingt die Ausbildung der Haftpapillen zu langen, umfangreichen Schläuchen durchaus nicht immer ein Zurückbleiben in der Entfaltung des Haftfortsatzes; bei *Leptoclinum* (*Diplosomoides*) *Lacazei* z. B. besitzt die Larve einen sehr umfangreichen Haftfortsatz und lange Haftpapillen. Die Larven der *Distaplia magnilarva* und des *Distomum cereum* schliessen sich mehr an den *Clavelina*-Typus an, nur dass bei ihnen die drei Papillen viel grösser sind.

Am complicirtesten wird aber die Festheftungsregion im Ektoderm der Synascidienlarven dadurch, dass eine Anzahl neuer Fortsätze des Hautepithels sich ausstülpen. Es ist allerdings häufig aus den Angaben der Autoren nicht sicher zu entnehmen, ob diese Fortsätze dem Bereiche des ursprünglichen embryonalen Präorallappens angehören oder selbstständig aus dem weiter hinten sich ausbreitenden Leibesepithel hervorgehen, und daher kann ich hier manche Beispiele nur mit einem gewissen Vorbehalt anführen. Auch bei den Monascidien treten ausser den Haftpapillen noch andere Fortsätze am Ektodermepithel des ursprünglichen Präorallappens auf, aber sie bilden sich beträchtlich später, erst nach der Festsetzung der Larve, und dann sind die Haftpapillen bereits geschwunden. So berichtete schon Krohn (1852), dass die drei Papillen an der Vorderwand der *Phallusia*-Larve nach der Festheftung verschwinden, während an der Bauchseite drei neue Fortsätze hervorwüchsen, die sich dichotomisch verästeln und zu den Mantelgefässen werden. Bei den Synascidienlarven aber bestehen vielfach neben den Haftpapillen gleichzeitig noch andere Ektodermfortsätze, die, zum Theil wenigstens, als den Mantelgefässen der Monascidien homolog betrachtet werden können.

Schon Reichert hatte an der Larve von *Botryllus violaceus* neben den drei Haftpapillen eine grössere Anzahl lappenförmiger Ausstülpungen unterschieden. Pizon (1900) fand bei *Botrylloides rubrum* und Lahille (1890) bei *Polycyclus Renieri* acht solcher Lappen, und sie konnten deren allmähliche Umbildung zu den acht ersten ampullenförmigen Mantelgefässanhängen des festgesetzten Oozooits beobachten. Ganz ähnlich müsste sich nach Lahille's Darstellung die Larve der *Heterocarpa glomerata* verhalten, nur dass die Zahl der peripheren Lappen grösser ist und mehr als zwei Dutzend beträgt. Bei *Diplosoma*- und *Didemnum*-Larven hat Salensky die neben den die Saugnäpfe tragenden Haftpapillen auftretenden schlauchförmigen Fortsätze als „pelottenförmige

Fig. 163.



Freischwimmende Larven und Embryonen, die den Follikel zu sprengen im Begriff stehen. Alle Abbildungen nach Lahille. *A* = *Polycyclus Renieri*. *B* = *Diplosoma Listeri*. *C* = *Didemnum cereum*. *D* = *Leptoclinum Lacazei*. *E* — *Cystodytes durus**), *F* = *Heterocarpa* (*Stolela*) *glomerata*. $^{45}/_{1}$. *G* = *Fragacium elegans*. $^{45}/_{1}$. *H* = *Distaplia magnilarva*. Circa $^{30}/_{1}$. *I* = *Amaroucium Nordmanni*. $^{30}/_{1}$. In *A* und *I* sind nur der Rumpfabschnitt und die Schwanzwurzel gezeichnet worden.
ap = Ampullenförmige Ausstülpungen (spätere Mantelgefässe) bei *Polycyclus*; *bz* = Blastozooite oder Knospen an der Larve; *c* = Aeusserer Cellulosemantel; *ec* = Kranzförmig angeordnete Ektodermfortsätze(?); *egr* = Seitliche Ektodermgruben; *hf* = Haftfortsatz oder Haftstolo; *hp* = Haftpapillen am Fortsatz; *i* = Ingestionsöffnung; *oz* = Oozoöit, aus dem befruchteten Ei entstandenes Thier; *pl* = Präorallobus, aus dem die Haftpapillen und der Haftfortsatz der Larve hervorgehen; *rs* = Ruderschwanz; *st* = Stolo prolifer bei *Distaplia*.

*) Diese Larve, die Lahille als zu *Cystodytes durus* Drasche gehörend angeführt hat, ist vielleicht nicht ganz richtig bestimmt. Denn Drasche zeichnet bei der entwickelten Ascidie in einer Kiemenspaltenreihe jeder Seite etwa $^{1}/_{2}$ Dutzend Perforationen, während Lahille bereits in den Larven mehr als die doppelte Zahl auffand.

Organe" bezeichnet und festgestellt, dass sie zu stoloartigen, den Cellulosemantel durchsetzenden Gefässfortsätzen werden. Auch bei der *Distaplia*-Larve tritt nach Salensky neben dem eigentlichen Fixationsapparat, den drei saugnapfförmigen Organen, deren Basalabschnitt Salensky „Trichter" nennt, noch ein „Stolo" auf. Dieser spaltet sich selbstständig von der ektodermalen Leibeswand der Larve ab, bildet zunächst ein durchaus einfaches, später im mittleren Theil durch eine Längsspaltung in zwei Arme zerlegtes Rohr, das sich nach vorn zu ausdehnt und mit den Saugnäpfen verwächst.

Wieder anders verhalten sich die accessorischen, neben den drei langen Haftpapillen entspringenden Ektodermfortsätze bei *Amaroucium Nordmanni* und *Fragarium elegans* Giard (Textfig. 163). Hier sieht man nämlich sehr zahlreiche langgestielte und mit knopfförmigen Enden versehene Erhebungen auftreten, die alle an dem ursprünglichen „Präoralappen" entspringen, über deren Bedeutung ich aber nichts Genaueres aussagen kann. —

Im ganzen übrigen Bereich der Rumpfoberfläche bietet das Ektodermepithel der Leibeswand kaum welche bemerkenswerthen Eigenthümlichkeiten. Nur auf zwei grubenförmige Einstülpungen möchte ich hier hinweisen, die symmetrisch, je eine rechts und links, in der Kiemendarmregion der *Didemnum*-Larve und ebenso auch bei der ausgebildeten geschlechtsreifen Form auftreten (vergl. Textfig. 163*C*). Lahille (1890), der zuerst diese Gruben auffand, deutete sie als die alten Oeffnungsstellen der beiden ursprünglichen Peribranchialeinstülpungen, die sich von den tiefer eingesenkten Theilen abgeschnürt hätten. Während diese letzteren die Peribranchialräume darstellen und durch eine erst später auftretende dorsale Cloakaleinstülpung sich zu einem einheitlichen Raum verbinden, bleiben die abgetrennten peripheren Partien jederseits als eine Grube bestehen. In der Voraussetzung, dass diese Angaben Lahille's zutreffend seien, hatte ich seinerzeit die schematische Fig. 3 auf Taf. VII entworfen. Die späteren Untersuchungen Salensky's (1895) aber erwiesen, dass die beiden seitlichen Ektodermgruben einen solchen Ursprung nicht haben und mit den Peribranchialeinstülpungen in keinem Zusammenhang stehen. Diese letzteren entstehen viel früher, und die seitlichen Gruben bilden sich als selbstständige Einsenkungen der ektodermalen Leibeswand. Zuerst treten im Ektodermepithel Verdickungen auf, und diese senken sich als „laterale Gruben" ein. Die Grubenwand besteht aus grossen cylindrischen Zellen, die am Rand an Grösse abnehmen. Die physiologische Bedeutung dieser Gruben ist unbekannt.

In der freischwimmenden Larve fällt fast immer eine bedeutende Verdünnung des Hautepithels im Bereiche der Sinnesblase auf. Die Zellen flachen sich stellenweise so bedeutend ab, dass in den feinen Querschnitten die Kerne über weite Strecken fehlen und das Epithel wie eine homogene Membran erscheint. Bei *Clavelina* (Textfig. 165 *A* u. *B*, p. 793) liegt diese verdünnte Epithelzone da, wo der Vorderabschnitt der

ebenfalls verdünnten Sinnesblasenwand an die Leibeswand grenzt; unmittelbar über dem Sehorgan hat das Hautepithel wieder sein normales Aussehen (Textfig. 165 C). Lichtstrahlen, die von vorn her auf die Dorsalseite der Larve fallen, gelangen, wie weiter unten noch ausgeführt ist, nach dem Durchtritt durch die verdünnte Epithelregion gerade zum Sehorgan.

b. Der äussere Cellulosemantel.

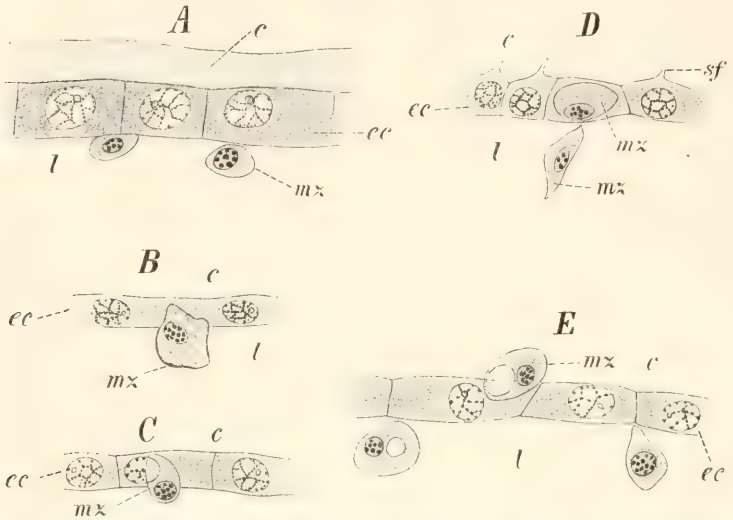
Die Bildung des äusseren Cellulosemantels beginnt während der späteren Embryonalperiode, wenn die Sonderung in Rumpf und Schwanz schon weit vorgeschritten ist. Im Schwanzabschnitt vollendet sie sich naturgemäss auf dem freischwimmenden Larvenstadium, im Rumpf dauert sie die ganze Lebenszeit des Thieres hindurch, und mit besonderer Energie vollzieht sie sich gerade auf späteren Stadien, nachdem die Festsetzung der Larve erfolgt ist. Im Allgemeinen wird es zutreffen, dass der Cellulosemantel wächst, so lange die Ascidie lebt. Wenn nun auch dieses Wachsthum während der späteren Lebenszeit vielleicht hauptsächlich auf die Thätigkeit der bereits auf früheren Stadien in das Mantelgewebe übergetretenen Zellen beruhen dürfte, so scheint doch auch noch in ganz alten Thieren immer wieder eine neue Einwanderung von Mesodermzellen zu erfolgen, so dass die schon im Embryo beginnenden Entwickelungsvorgänge niemals zum vollständigen Abschluss gelangen.

Als zu Anfang der siebziger Jahre, besonders durch die Untersuchungen Kowalevsky's, O. Hertwig's und Semper's, festgestellt worden war, dass die Testazellen sich am Aufbau des Embryos nicht direct betheiligen, wurde ausnahmslos angenommen, dass die Zellen des äusseren Cellulosemantels vom ektodermalen Hautepithel abstammen. Erst die späteren bedeutsamen Untersuchungen von Kowalevsky (1892) haben einen wesentlich veränderten Standpunct für die Beurtheilung des Cellulosemantelgewebes geschaffen. Kowalevsky lieferte den Beweis, dass es bei *Phallusia mammillata* Mesodermzellen sind, die das Hautepithel durchwandern und in die zunächst nur vom Epithel ausgeschiedene, structurlose Cellulosemantelsubstanz hineingelangen. Er vergleicht diesen Vorgang mit dem von Carrière, Kölliker und namentlich von Stöhr beobachteten Austreten der Lymph- resp. Mesodermzellen verschiedener Vertebraten auf die Oberfläche der Schleimhäute und versucht die Function und Bedeutung der Cellulosemantelzellen aus deren mesodermalem Ursprung abzuleiten.

Kowalevsky's Angaben wurden bald darauf von Seeliger (1893) bei *Clavelina* in allen wesentlichen Puncten bestätigt. Die Bildung des Cellulosemantels leitet sich damit ein, dass das Ektodermepithel des Embryos eine homogene, structurlose Schicht abscheidet, die zunächst nur so dünn und zart ist, dass sie wie eine feine Cuticula erscheint. Rasch nimmt sie aber an Dicke zu (Textfig. 164*A*) und erreicht und übertrifft

bald die des Hautepithels. An den verschiedenen Körperstellen wächst die Mantelsubstanz sehr verschieden schnell; besonders langsam verdickt sie sich an den Seiten des Schwanzabschnitts, besonders rasch in der Medianebene über dem caudalen Nervenrohr und Entodermstrang. Auch im Rumpfabschnitt vergrössert sie sich gewöhnlich vorn, im Bereiche der Haftapparate schneller als an den andern Stellen (vergl. Textfig. 163).

Fig. 164.



Bildung des äusseren Cellulosemantels bei *Clavelina*. Wanderung von Mesenchymzellen aus der primären Leibeshöhle durch das Hautepithel hindurch in die cellulosehaltige Grundsubstanz. $^{1500}/_{1}$.

A = Schnitt durch die Leibeswand eines noch unentwickelten Embryos, dessen dünner Cellulosemantel noch ganz zellenfrei ist. *B—E* aus einer Schnittserie durch eine eben festgesetzte Larve; der Cellulosemantel ist nicht conturirt.

c = äusserer Cellulosemantel; *ec* = Ektodermepithel; *l* = primäre Leibeshöhle; *mz* = Mesenchym- resp. Mantelzellen; *sf* = Secretfäden der Ektodermzellen.

Es hatte zuerst Salensky darauf aufmerksam gemacht, dass bei *Pyrosoma*-Embryonen sich viele Ektodermzellen in einen feinen protoplasmatischen Fortsatz ausziehen, der durch die ganze Celluloseschicht hindurchgeht und an der Oberfläche mit zugespitztem Ende aufhört. Diese Fortsätze scheinen für die Ausscheidung der Cellulosesubstanz von Bedeutung zu sein und wurden von mir als „Secretfäden" bezeichnet; sie finden sich, wie bereits oben (p. 266) bemerkt wurde, auch in vollentwickelten Ascidien häufig vor. Zur Zeit des ersten Auftretens der noch homogenen Grundsubstanz des Cellulosemantels habe ich sie bei *Clavelina* nicht bemerkt, sondern ich fand die äussere Fläche des Hautepithels glatt (Textfig. 164*A*). Erst in der späteren Embryonalzeit und bei der bereits festgesetzten Larve, wenn der Mantel schon eine gewisse Dicke erlangt hat, entstehen die Secretfäden, und dann nur in spärlicherer Vertheilung und geringerer Grösse, als es z. B. bei den Salpen der Fall

ist (Textfig. 164 *D*). Noch vor dem Erscheinen von Zellen treten bei den Embryonen mancher Ascidien in dem Cellulosemantel feine Fäserchen und Fibrillen auf, die meines Erachtens mit den bereits oben (p. 228 u. fg.) beschriebenen Einlagerungen der Grundsubstanz des entwickelten Cellulosemantelgewebes identisch sind und als Bindegewebsfäserchen gedeutet werden müssen. Diese könnten demnach bei Ascidienembryonen ganz unabhängig von zelligen Elementen frei in der homogenen Grundsubstanz sich bilden, denn ich habe dafür keine Anhaltspuncte gefunden, dass etwa die Bindegewebsfibrillen aus den Fortsätzen der Ektodermzellen (Secretfäden) hervorgehen möchten.

Ueber die Auswanderung der Mesenchymzellen und deren Umbildung zu Mantelzellen sind schon oben (p. 221 u. fg.) einige Bemerkungen vorgebracht worden. Die in Textfig. 164 gezeichneten Querschnitte durch die Leibeswand von einem Embryo und einer Larve der *Clavelina* zeigen, in welcher Weise verschiedene Mesodermzellen sich in das Epithel einbohren, dieses durchwandern und an der Aussenseite wieder austreten. Zumeist scheint die Wanderzelle an jeder beliebigen Stelle in eine Ektodermzelle direct eintreten zu können, seltener sucht sie die Grenze zwischen zwei benachbarten Epithelzellen auf. Vorübergehend ruht sie ganz intracellulär, ähnlich wie ein einzelliger Parasit, im Ektodermelement, dessen Kern gelegentlich etwas seitwärts verschiebend. Es kommt vor, dass solche Mesenchymzellen, die sich bereits an der Innenseite des Ektoderms festgesetzt haben und im Begriffe stehen, in dieses einzuwandern, doch noch wieder vom Blutstrom — wenn es sich um Larven handelt, deren Herz schon functionirt — ergriffen werden und in der primären Leibeshöhle verbleiben. Bei solchen Zellen, die aber bereits ganz in das Ektoderm übergetreten sind, scheint eine Rückwanderung nicht mehr erfolgen zu können.

Inwieweit sich die Mesodermzellen, nachdem sie zu Mantelzellen geworden sind, an der Bildung und Ausscheidung der cellulosehaltigen Zwischensubstanz betheiligen, lässt sich durch directe Beobachtung nur sehr schwer feststellen. Ich glaube aber, dass sie in dieser Beziehung nicht ohne jede Bedeutung sind, wenngleich zeitlebens an der Basis des Cellulosemantels auch die Ektodermzellen Mantelsubstanz auszuscheiden scheinen. Sollten aber auch die Mantelzellen als Bildner der Cellulosegrundsubstanz nur eine ganz untergeordnete oder selbst gar keine Wichtigkeit haben, so kommt ihnen doch in anderer Richtung eine hohe physiologische Bedeutung zu, die bereits oben (p. 261 u. fg.) eingehender erörtert worden ist.

Ich darf nicht unterlassen, an dieser Stelle noch im Besonderen auf das Verhalten der jungen Anlage des Cellulosemantels gegenüber den Testazellen hinzuweisen. Zwischen dem Hautepithel des Embryos und dem Follikel liegen stets die Testazellen in grösserer oder geringerer Anzahl und wechselnder Vertheilung. Wenn der Embryo sich vergrössert und der Cellulosemantel sich verdickt, dehnt sich zwar auch das Follikel-

epithel aus, aber doch zumeist nicht hinreichend genug, um den Testazellen noch eine allseitig freie Lage im Zwischenraum zu gestatten; vielmehr werden diese, häufig unter Formveränderungen, an den Cellulosemantel dicht angedrückt. Es kommt oft nicht nur zu einer äusseren Verklebung, sondern gelegentlich werden die Testazellen auch in die Mantelgrundsubstanz hineingepresst und zum Theil von dieser umwachsen. Selbst nach Sprengung des Follikels haften dem Cellulosemantel der freischwimmenden Larve noch Testazellen an (*Molgula nana*, *Ciona intestinalis*). Ich glaube, dass dieses Verhalten mit die Veranlassung war, eine Betheiligung der Testazellen bei der Bildung des Mantels anzunehmen, möchte aber meinen, dass die Testazellen stets, auch wenn sie recht fest in der oberflächlichsten Mantelschicht zu sitzen scheinen, später abgescheuert oder resorbirt werden und als lebendige Zellen weiterhin sich nicht erhalten. Das Abstossen der nur lose dem Mantel aufsitzenden Zellen lässt sich oft deutlich erkennen und ebenso die Bedeutungslosigkeit der zahlreichen, frei in den grösseren Lückenräumen zwischen Embryo und Follikel schwimmenden Testazellen für die Mantelbildung.

Die Darstellung, die ich hier von der Entstehung des äusseren Cellulosemantels gegeben habe, wird nicht von allen Beobachtern, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, als die richtige anerkannt. So hat Julin (1892) unmittelbar nach dem Erscheinen der Untersuchung Kowalevsky's diese nur theilweise bestätigen können. Er fand nämlich, dass bei *Styelopsis grossularia* nur die roth pigmentirten Zellen des Cellulosemantels eingewanderte Mesenchymzellen sind, während die farblosen aus dem ektodermalen Hautepithel abstammen. Entsprechend diesem doppelten Ursprung soll auch die Function der Mantelzellen eine verschiedene sein. Wahrscheinlich treten nur die rothen Mesenchymzellen später als Phagocyten (vergl. p. 263) in Thätigkeit, während die farblosen ektodermalen Zellen nur dazu dienen dürften, die cellulosehaltige Zwischensubstanz für den sich vergrössernden Mantel in der postembryonalen Entwickelungszeit zu liefern. Julin nimmt demnach einen vermittelnden Standpunct ein zwischen der älteren Auffassung, nach der der gesammte Cellulosemantel in allen seinen Theilen ektodermal sein sollte, und der Ansicht Kowalevsky's, der zufolge alle Mantelzellen mesodermalen Ursprungs sind.

Im schroffen Gegensatz zu allen neueren Beobachtungen stehen die ausführlichen Angaben Salensky's; sie führen im Wesentlichen wieder auf jene alte Lehre zurück, die vor mehr als 30 Jahren allgemein anerkannt, dann aber wieder allgemein verlassen war, und die die Testazellen, die zwischen Follikel und Eizelle liegenden Elemente, als die Mantelbildner ansah. Salensky's Untersuchungen beziehen sich auf *Distaplia magnilarva* (1892), *Diplosoma Listeri* (1894) und *Didemnum niveum* (1895), ergaben aber in jedem Fall ein etwas anderes Ergebniss.

Bei *Distaplia* scheiden die dem Embryo oberflächlich anliegenden Testazellen (Kalymmocyten Salensky's) die cellulosehaltige Grund-

substanz des Mantels aus, während sie selbst sich allmählich verändern und zu blasigen, wabigen oder in anderer Weise gestalteten Mantelzellen werden. Erst auf einem späteren Stadium wandern auch Mesenchymzellen aus dem prägastralen Mesoderm in den bereits zellenerfüllten Cellulosemantel ein. Das Ektodermepithel flacht sich allmählich immer mehr ab und hat, wie es scheint, gar keinen oder doch höchstens nur einen ganz untergeordneten Antheil am Aufbau des Cellulosemantels.

Auch bei *Diplosoma Listeri* sollen es die Testazellen sein, die die homogene, zuerst flüssige und von einer äusseren Membran begrenzte, später resistentere Grundsubstanz des Cellulosemantels absondern und sich selbst zu Mantelzellen umgestalten. Noch auf ziemlich vorgerückten Stadien sah Salensky den Mantel ausschliesslich von diesen Kalymmocyten gebildet; er hält aber die Möglichkeit für nicht ausgeschlossen, dass auf späteren postembryonalen Stadien auch noch Mesenchymzellen durch das Ektoderm hindurchtreten könnten. Eine Betheiligung des Ektodermepithels am Aufbau des Mantelgewebes scheint auch hier nicht stattzufinden.

Wieder anders soll sich die Bildung des Cellulosemantels bei *Didemnum niveum* vollziehen. Salensky unterscheidet im Mantel dieser Ascidie zwei Partien, eine äussere und eine innere. Die äussere entsteht zuerst und enthält die sogenannten Wabenzellen (Hohl- oder Blasenzellen); sie wird ganz und gar von den Testazellen gebildet, die die Zwischensubstanz ausscheiden und zu den vacuolisirten Mantelzellen sich umwandeln. Die innere Schicht tritt erst in älteren Embryonen auf; sie ist faserig und wird vom ektodermalen Hautepithel gebildet. Einzelne Elemente lösen sich aus dem Epithelverband und werden zu den amöboiden Wanderzellen der tieferen Mantelschicht. Darnach scheint es, dass Salensky bei *Didemnum* jede Betheiligung des Mesoderms an der Bildung des Cellulosemantels für ausgeschlossen hält.

Der äussere Cellulosemantel erreicht bereits auf dem Stadium der freischwimmenden Larve eine so bedeutende Dicke, dass er die Gestalt der Larve zuweilen in erheblicher Weise mit bestimmt.

Im Rumpfabschnitt umhüllt er das Hautepithel allseitig als eine vollständige Schicht. So zieht er auch über die Mundbucht, über die beiden Cloakaleinstülpungen oder über die Ingestionsöffnung, wo diese bereits entstanden ist, hinweg, und nirgends öffnet sich daher eine der inneren Körperhöhlen direct nach aussen. In die Mundbucht kann die Celluloseschicht sich sogar verhältnissmässig tief einsenken und sie ganz erfüllen. Im Bereich des Haftfortsatzes ist sie stets so mächtig, dass gewöhnlich weder der Fortsatz noch dessen Haftpapillen, noch die übrigen Ektodermerhebungen äusserlich hervortreten, sondern alle gleichmässig vom äusseren Mantel umschlossen werden. Der gesammte Rumpf erscheint dann, wie schon oben (p. 778) bemerkt wurde, kugelähnlich oder eiförmig (vgl. Textfigur 163).

Hat einmal der Cellulosemantel der Larve diesen bedeutenden Umfang im Rumpftheil erlangt, so erscheinen auch die Mantelzellen nicht mehr in der ursprünglichen Form und Beschaffenheit, in der sie das Ektodermepithel durchwandert haben, sondern sie sind bereits in der Differenzirung zu den verschiedenartigen Elementen, die das ausgebildete Gewebe besitzt, mehr oder minder weit vorgeschritten. Ebenso zeigt sich in der cellulosehaltigen Zwischensubstanz zuweilen bereits eine recht deutliche fibrilläre Structur.

Im Schwanzabschnitt bedingt, soviel mir bekannt, bei allen Ascidienlarven das schon oben (p. 786) erwähnte stärkere Wachsthum der Cellulosemantelsubstanz in der Medianebene eine flossenförmige Gestalt des Ruderorgans. An den Seitenwänden des cylindrischen Ektodermrohres bildet sich in der Regel nur eine äusserst dünne Celluloseschicht aus, die zumeist der Mantelzellen ganz entbehrt, während der mediane Flossenkamm um ein Vielfaches höher ist und Zellen führt (Fig. 5, Taf. XXVIII; Textfig. 173 *A*, p. 825). Es zeigt also der Larvenschwanz ein ganz verschiedenes Aussehen, je nachdem man ihn von rechts und links oder von der dorsalen und ventralen Seite aus betrachtet (vgl. p. 778).

Bei seitlicher Ansicht des Schwanzes zeigen viele Larvenarten eine charakteristische Streifung der Cellulosemantelsubstanz, und namentlich in gefärbten Präparaten tritt die Zeichnung, die lebhaft an das Aussehen der Flossenstrahlen homocerker Fische erinnert, deutlich hervor. Bereits Giard und Reichert haben diese Bildungen bei einer Anzahl Larven beobachtet und abgebildet. Oft ist die Streifung auf den hintersten Theil des Ruderorgans beschränkt, oder wenigstens nur an dieser Stelle besonders deutlich ausgeprägt, während sie nach vorn zu bald undeutlicher wird und endlich ganz aufhört (*Clavelina*, Fig. 4, Taf. XXVIII). Indessen bestehen in Bezug auf die Ausdehnung der Streifen nach vorn nicht unerhebliche individuelle Verschiedenheiten. Schärfer ausgeprägt als bei *Clavelina* erscheinen diese Bildungen bei *Perophora* (Textfig. 172 *A*) und vielen anderen; und bei *Botryllus violaceus*, *Heterocarpa glomerata* (Textfig. 163 *F*) u. s. w. finden sie sich im ganzen Bereich des Schwanzes, auch in seinem vordersten Theil, unmittelbar hinter dem Rumpf.

Die oben erwähnten Abbildungen geben eine deutliche Vorstellung von dem Verlauf der einzelnen Streifen oder Strahlen. Im hintersten Abschnitt divergiren sie deutlich nach aussen zu. Die in der Hauptaxe oder dieser nahe liegenden hintersten Streifen sind die längsten, nach vorn zu werden sie auf der ventralen und dorsalen Seite zunächst immer kürzer und bleiben dann, von einer bestimmten Stelle an, nahezu gleich lang, indem sie auch einen parallelen Verlauf einhalten. Zumeist verlieren sich die äusseren Strahlenenden, ohne den äussersten Rand des Flossensaums ganz zu erreichen; dann erscheint der periphere Mantelsaum von der Streifung frei. Doch gewinnen zuweilen auch viele, bei *Heterocarpa*, wie es scheint, alle Streifen eine so bedeutende Länge, dass

sie den ganzen Cellulosemantel durchsetzen. Die inneren Enden der Strahlen reichen in der Mehrzahl der Fälle bis zum Ektodermepithel, und hier erscheinen sie oft ein wenig verdickt.

Zumeist verlaufen die Streifen nicht ganz gradlinig, sondern schwach bogenförmig gekrümmt. Die concaven Seiten sind bei einer Larvenart fast immer in gleichmässiger Weise entweder nach vorn oder hinten gerichtet. Bei *Botryllus* sind nach Reichert die hintersten Streifen ziemlich fein, alle vorderen aber ausserordentlich stark und in Form und Länge untereinander selbst wieder sehr verschieden.

Was den Ursprung der Streifung anbelangt, so kann ich nur Reichert beistimmen, wenn er sagt, dass die Regelmässigkeit und Beständigkeit der Erscheinung unzweifelhaft beweise, dass von einer zufälligen Faltenbildung in der Flosse nicht die Rede sein könne. Auch mir scheinen die Bilder auf eine strahlenartige Anordnung einer Substanz im Cellulosemantel hinzuweisen. Dass diese Substanz sich chemisch wesentlich von den benachbarten Zonen unterscheiden möchte, kann ich kaum annehmen; vielleicht besteht der Unterschied lediglich in einer festeren Consistenz der cellulosehaltigen Grundsubstanz im Bereiche dieser Strahlen. Die intensivere Färbung in Carminlösungen lässt diese Annahme wenigstens nicht unwahrscheinlich erscheinen. Trifft diese Deutung zu, dann hätten die Strahlen im Ruderorgan der Ascidienlarven eine ähnliche physiologische Bedeutung wie etwa die Flossenstrahlen der Fische, nämlich die, der rudernden Flosse eine grössere Festigkeit und Widerstandsfähigkeit zu verleihen.

c. Das Nervenrohr und die Sinnesorgane.

Das primäre Nervenrohr, das sich uns auf dem zuletzt beschriebenen Stadium (p. 754 fg.) als eine allseitig geschlossene, vorn kolbenförmig erweiterte, hinten stark verjüngte Röhre darstellte, erfährt während der späteren Embryonalzeit und während des freien Larvenlebens eine wesentliche Weiterbildung. Die Entwickelung vollzieht sich im vorderen und hinteren Körperabschnitt in einer durchaus verschiedenen Weise, oder besser gesagt, sie schreitet im Schwanzabschnitt kaum merklich weiter, führt aber im Rumpf zur Sonderung einer Reihe neuer Organe aus der bisher einschichtigen Röhrenwandung. Die Veränderungen im Vordertheil des Nervenrohres beginnen damit, dass eine Spaltung des kolbenförmig erweiterten Abschnittes in die Anlagen der Sinnesblase und der Flimmergrube eintritt. In der Sinnesblase entwickeln sich sehr frühzeitig die Sinnesorgane: ein Auge und ein statisches Organ, das früher als Gehörorgan aufgefasst wurde. Gelegentlich habe ich bei *Clavelina lepadiformis* und *Clavelina Rissoana* zwei Statolithenzellen bemerkt, und nach Lahille sollen beide Sinnesorgane bei *Clavelina nana* in der Zweizahl auftreten. Andererseits findet sich aber auch bei manchen Ascidienlarven nur ein einziger Sinneskörper vor, der nach der Metamorphose nicht immer schwindet, sondern persistiren kann (vergl. den folgenden 6. Abschnitt).

Dicht hinter der Sinnesblase differenzirt sich aus der Wand des Mittelstückes des Neuralrohrs das sogenannte Rumpfganglion. Der Hinterabschnitt des Medullarrohres fällt ganz in den Bereich des Ruderschwanzes und scheint niemals discrete gangliöse Anschwellungen zu bilden. Während des freischwimmenden Stadiums steht das Nervensystem auf seiner höchsten Ausbildungsstufe, und es sinkt von dieser herab, sobald die freischwimmende Larve sich festheftet.

1. **Die Bildung der Sinnesblase und der Flimmergrube.** Noch Seeliger und Van Beneden und Julin waren der Ansicht, dass die Flimmergrube unabhängig vom Medullarrohr und dessen Derivaten als eine selbstständige Ausstülpung des vordersten, dem Munde benachbarten Darmabschnittes entstehe. Ich hatte diesen vordersten Darmtheil dem Kiemendarm zugerechnet und als entodermal betrachtet, weil ich gelegentlich noch vor dem Auftreten der Mundöffnung die Flimmergrube mit dem Darm im Zusammenhang stehen sah.

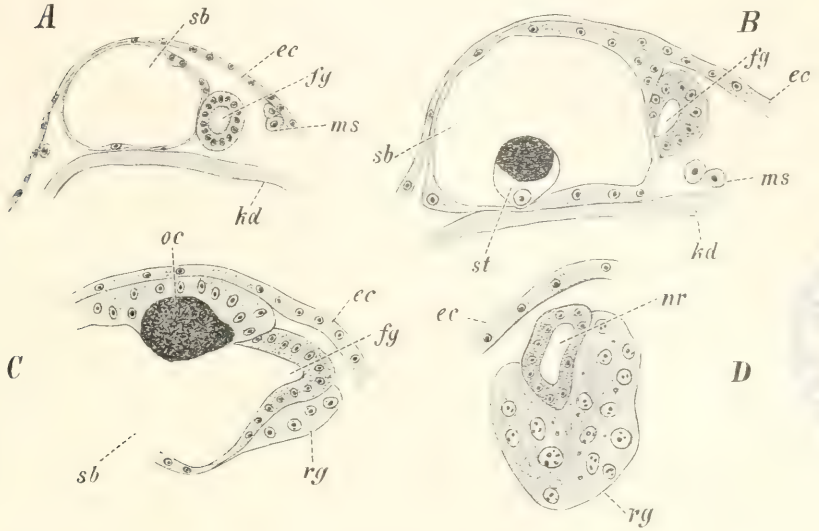
Diese Thatsache erklärt sich jetzt freilich in ganz anderer Weise. Denn wie nunmehr feststeht, bildet sich die Flimmergrube vom vorderen Abschnitt des Medullarrohres aus und öffnet sich erst nachträglich in den Kiemendarm oder in die Mundbucht. Zu diesem Ergebniss waren ziemlich gleichzeitig und zum Theil auch unabhängig voneinander eine Anzahl Beobachter gelangt. Bereits Lahille (1887) und Sheldon (1887) hatten auf die innigen Beziehungen hingewiesen, die von allem Anfang an zwischen Nervenrohr und Flimmergrube bestehen, eingehender und befriedigender sind aber erst die Angaben Willey's (1892 u. 1893) und Hjorts' (1892, 1896). Ich selbst hatte schon einige Jahre vor dem Erscheinen der zuletzt erwähnten Publicationen die Untersuchung der Embryonalentwickelung der Ascidien zum zweiten Mal in Angriff genommen und einige Capitel, darunter auch die Entwickelung des Nervensystems, bereits zum Abschluss gebracht. Von einer Veröffentlichung meiner Funde sah ich in Rücksicht auf die inzwischen erschienenen Arbeiten anderer Autoren ab. Die Abbildungen aber, die ich hier als Textfiguren und auf den Tafeln XXVII—XXXII vorlege, stammen zum grössten Theil aus der Zeit, als ich jene früheren Untersuchungen anstellte.

Die Spaltung des vorderen Abschnitts des Medullarrohres in die links gelegene Flimmergrube (Neurohypophysial-Canal) und die rechts gelagerte Sinnesblase erfolgt bei *Clavelina* verhältnissmässig früh, ziemlich lange bevor der Embryo zum Ausschlüpfen bereit ist. Kaum merklich später dürfte sie bei *Phallusia mammillata* eintreten, da nach Kowalevsky bereits in älteren Embryonen die Oeffnung der Flimmergrube in die Mundhöhle deutlich erkennbar ist*). Bei *Ascidia mentula* beginnt

*) Anm. Ich glaube mit Willey, dass Kowalevsky im Irrthum ist, wenn er die Sinnesblase selbst und nicht die bereits differenzirte Flimmergrube durch einen Porus mit der Mundhöhle in Verbindung stehen lässt. Der neben der Sinnesblase verlaufende Flimmergrubencanal lässt sich nur in Schnittserien deutlich erkennen, und diese hatte Kowalevsky nicht hergestellt.

die Sonderung der Flimmergrube erst auf dem letzten Embryonalstadium, kurz vor der Sprengung des Follikels, und bei *Ciona intestinalis* erst in der freischwimmenden Larve. Abgesehen von diesen zeitlichen Unterschieden bestehen auch in der Art und Weise, wie die räumliche Sonderung der Flimmergrube sich vollzieht, Verschiedenheiten. Diese betreffen aber meines Erachtens nur unwesentliche Einzelheiten, die hier alle be-

Fig. 165.



Vier Querschnitte durch die Region der Sinnesblase einer freischwimmenden *Clavelina*-Larve.

A = Schnitt durch die vorderste Region. $^{267}/_{1}$. *B* = Der dritte Schnitt weiter hinten. *C* = Der neunte Schnitt. *D* = Der elfte Schnitt. $^{393}/_{1}$.

ec = Ektodermepithel; *fg* = Flimmergrube; *kd* = Kiemendarmwand; *ms* = Mesenchymzellen; *nr* = Nervenrohr; *oc* = Auge; *rg* = Rumpfganglion; *sb* = Sinnesblase; *st* = sogenannter Otolith, statisches Organ.

sonders hervorzuheben, mir nicht nothwendig zu sein scheint. Wenn z. B. bei *Ciona* die Flimmergrube resp. der Flimmergrubencanal sich zunächst als ein feines Lumen in der verdickten linken Wand des vorderen Medullarrohres bemerklich macht (Willey), so halte ich das nur für eine cenogenetische Erscheinung einer ursprünglichen Längsspaltung. Eine solche findet sich noch jetzt bei den Embryonen der *Clavelina*. Wenn die erste Andeutung der Längstheilung als eine seichte, annähernd median verlaufende Einschnürung sich zeigt, sind stets, bei *Clavelina* und allen anderen Ascidien, bereits die beiden Sinnesorgane im Medullarrohr zu erkennen (Fig. 6 u. 7, Taf. XXX). Es lässt sich daher bis zu einem gewissen Grade vertheidigen, wenn man den ganzen erweiterten Vorderabschnitt des Nervenrohres, wie es Willey thut, als „Sinnesblase" bezeichnet und dann die Flimmergrube durch Abspaltung von dieser aus gebildet werden lässt. Für zweckmässiger halte ich es aber allerdings,

die Benennung „Sinnesblase" auf das rechtsseitige, die Sinnesorgane führende Gebilde zu beschränken, das durch die Längsspaltung des Medullarrohres zur Sonderung gelangt.

Indem die oben erwähnte mediane Einschnürung immer weiter vorschreitet, kommt es, und zwar zunächst nur auf einer sehr kleinen Strecke, zu einer vollkommenen Zweitheilung des Medullarrohres: links liegt der Flimmergrubencanal, rechts die Sinnesblase. Diese Lagebeziehungen dürften zumeist vorkommen, und ich habe immer nur sie angetroffen. Nach Lahille (1890) scheint allerdings auch eine umgekehrte Lagerung gelegentlich sich zu finden. Hinten vereinigen sich wieder die Lumina beider Organe und setzen sich in das primäre Nervenrohr fort. Dieses letztere Verhalten besteht auch noch auf viel vorgerückteren Stadien und lässt sich auch in der freischwimmenden Larve zumeist ganz leicht feststellen, wenn die Flimmergrube sich bedeutend verlängert hat und vorn in den Kiemendarm durchgebrochen ist (vergl. Textfig. 165, wo in *C* der Uebergang der Flimmergrube in die Sinnesblase zu sehen ist). Die endgültige Sonderung in diese beiden Theile erfolgt also nur sehr allmählich, und gleichzeitig erlangen beide eine höhere Ausbildungsstufe.

a. Die Entwickelung der Sinnesblase und der Sinnesorgane vollzieht sich bei allen Ascidien im Wesentlichen in der gleichen Weise, und die Verschiedenheiten scheinen sich nur auf weniger bedeutende histologische Einzelheiten zu beziehen. Wenn manche Angaben der verschiedenen Autoren weitgehendere und wichtige Differenzen zeigen, so erklärt sich das zum Theil aus den Schwierigkeiten, die sich der Untersuchung entgegenstellen, und die da und dort Irrthümer veranlasst haben.

Die Wandungen der Sinnesblase waren auf dem ersten Stadium, wenn die Flimmergrube eben erst sich abzuschnüren begann, fast noch durchaus gleichartig beschaffen. Nur die wenigen Zellen, aus denen später die beiden Sinnesorgane entstehen, verhalten sich schon jetzt verschieden; die übrigen Elemente sind zumeist ziemlich hoch cylindrisch und prismatisch, genau entsprechend der ansehnlichen Dicke der Wand. Im weiteren Entwicklungsverlauf verhalten sich die verschiedenen Regionen der Sinnesblase verschieden.

Im vordersten Abschnitt scheint sich die Wandung stets ziemlich gleichmässig zu verdünnen. Während die Zahl der Zellen hier kaum zunimmt, flachen sich die einzelnen Elemente ausserordentlich stark ab und zwar besonders an der äusseren rechten, dem Ektoderm benachbarten Seiten. Die Kerne rücken weit voneinander ab, und über grössere Strecken erscheint das zarte Epithel im Querschnitt wie eine feine, homogene Membran. Nur an der der Flimmergrube benachbarten Wand sind die Zellen etwas dicker (Textfig. 165 *A*). Es ist schon oben (p. 784) bemerkt worden, dass über dem verdünnten Theil der Sinnesblasenwand auch das Hautepithel membranartig fein ist, und es werden

daher Lichtstrahlen, die hier eintreten, von ihrer Intensität weniger verlieren als an den anderen Stellen, an denen sie dickere Gewebsschichten zu durchsetzen haben. Es ist leicht einzusehen, dass die Strahlen, die von vorn und dorsal auf die verdünnten Stellen der Haut und Sinnesblase fallen, weiterhin auch genau das Sehorgan treffen müssen, ohne einen erheblichen Widerstand zu finden.

Im mittleren und hinteren Theil der Sinnesblase ist die histologische Differenzirung der Wandung eine reichere und mannigfaltigere, schon deshalb, weil hier die Sinnesorgane sich ausbilden. Die rechte äussere Wand stellt auch weiter hinten noch ein ziemlich flaches Epithel dar, die ventrale und ganz besonders die dorsale verdicken sich im Bereiche der Sinnesorgane, und die linke erweist sich bei den verschiedenen Larvenarten verschieden, je nach dem Verhalten gegenüber der benachbarten Flimmergrube (Textfig. 165 u. 170; Fig. 8, Taf. XXX).

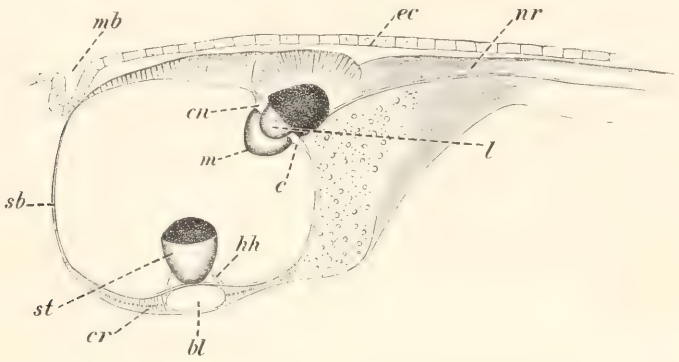
Das Lumen der Sinnesblase ist mit einer wasserklaren, ganz durchsichtigen Flüssigkeit erfüllt.

Es scheint, dass das vermeintliche Gehörorgan bei allen Ascidienlarven an der Ventralwand der Sinnesblase liegt. Dieses Organ hat aber bestimmt nicht die Aufgabe, Schallwellen zu percipiren, sondern es stellt ein statisches Organ dar. Wie zuerst in überzeugender Weise Seeliger dargethan hat, besteht der wichtigste Theil dieses Gebildes aus einer in eigenartiger Weise umgebildeten Zelle, die früher Otolithenzelle genannt wurde, nunmehr aber als Statolithenzelle zu bezeichnen ist. Willey fand, dass bei *Ascidia mentula* das Auge und statische Organ aus einer Reihe dicht hintereinander liegender Pigmentzellen der Dorsalwand des vorderen Nervenrohrabschnittes hervorgehen: die vorderste wird zur Statolithenzelle, die hinteren bilden das Sehorgan. Sehr bald aber rücken die beiden ursprünglich dicht benachbarten Organe auseinander: das statische Organ gelangt auf die Ventralseite, das Auge bleibt dorsal liegen, verschiebt sich aber zumeist mehr oder weniger weit nach rechts hin. Die Verschiebung der Statolithenzelle ist nicht eine Folge activer Wanderung dieser Zelle, sondern hat ihren Grund darin, dass sich die Sinnesblasenwand an dieser Stelle zu einer feinen, structurlosen Lamelle verdünnt und so bedeutend ausdehnt, dass dadurch die Sinneszelle eine vollständige Lageveränderung erfährt. Ob, wie Willey angiebt, bei den Larven der *Ascidia mentula* zwischen dem statischen und dem Seh-Organ in der That nur eine kernlose Membran sich ausbreitet, habe ich nicht untersucht; bei *Clavelina* und andern liegt an dieser Stelle ein flaches, kernhaltiges Epithel.

Die Umwandlung der vordersten Pigmentzelle zum statischen Organ vollzieht sich ganz allmählich während der eben erwähnten Lageveränderungen und ist im entwickelten Embryo, der zum Ausschlüpfen bereit ist, stets zum Abschluss gelangt. Die junge Statolithenzelle unterscheidet sich von den benachbarten, zum Sehorgan werdenden Pigmentzellen sehr früh dadurch, dass sie sich erstens über diese erhebt und

in das Lumen des Medullarrohres oder der Sinnesblase weiter hineinragt und zweitens weniger zahlreiche, aber viel gröbere Pigmentkörner enthält. Diese ballen sich zu einem mächtigen dunkelbraunen oder schwarzen Klumpen zusammen, der den freien Zelltheil vollkommen erfüllt, während am gegenüberliegenden Ende der grosse Kern liegt. Die Statolithenzelle nimmt eine ausgeprägt birnförmige Gestalt an und steckt

Fig. 166.



Die Region der Sinnesblase einer freischwimmenden Larve von *Ascidia mentula*. Circa $^{1150}/_{1}$. (Nach Kupffer.)
bl = Blase in der Crista acustica; *c* = Innere Cuticula der Sinnesblase; *cn* = Ringcanal um die Linse; *cr* = Crista acustica Kupffer's; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *hh* = Hörhaare; *l* = Linse; *m* = Meniscus über der Linse; *mb* = Mundbucht; *nr* = Nervenrohr; *sb* = Sinnesblase; *st* = Statolithenzelle.

mit dem stark zugespitzten Ende im Epithelverband der Sinnesblase. Ich habe die benachbarten Zellen bei *Clavelina* stets ziemlich flach angetroffen (Textfig. 165*B*), Kupffer aber fand hier bei *Ascidia mentula* sehr zahlreiche und feine stäbchenförmige Elemente zu einer „Crista acustica" angeordnet. In der Mitte dieser, unter der Statolithenzelle, sah er eine mit Flüssigkeit erfüllte Blase; über die Crista aber — und das ist von besonderer Wichtigkeit — erheben sich „Hörhaare", die die im labilen Gleichgewicht befindliche Statolithenzelle tragen helfen (Textfig. 166). Bei mehreren *Clavelina*-Larven habe ich zwei dicht benachbarte Statolithenzellen statt der normaler Weise nur in der Einzahl vorkommenden angetroffen (Fig. 8 u. 9, Taf. XXX). Beide Zelle standen ein wenig schräg auf der Sinnesblasenwand.

Dass das eben beschriebene Organ nicht als ein Gehörapparat zu deuten ist, sondern als ein statisches Organ functionirt, ist oben bereits angedeutet worden. Dass die Ascidienlarven durch Schallwellen erregt werden könnten, ist meines Wissens bisher nicht nachgewiesen worden. Der Vortheil, den ein Gehörorgan den Larven bieten würde, könnte nur ein äusserst geringer sein; die hohe Bedeutung eines statischen Organs aber,

das dem schwimmenden Thiere die Richtung anzeigt, in der die Schwerkraft wirkt, liegt auf der Hand. Jede veränderte Stellung der Larve gegenüber der Senkrechten wird dazu führen müssen, dass die Statolithenzelle an immer andere „Hörhaare" anschlägt und daher bald diese, bald jene der benachbarten Sinneszellen reizt. Dadurch werden im nervösen Centralorgan stets wechselnde Empfindungen hervorgerufen werden können. Es ist aber auch sehr wohl denkbar, dass bei Reizungen verschiedener Zellen der Sinnesblase lediglich auf reflectorischem Wege, ohne dass Empfindungen im Larvengehirn überhaupt hervorgerufen werden, immer auch verschiedene Muskelzellen oder -Zellengruppen in Thätigkeit versetzt werden, und zwar gerade die Muskeln, deren Contractionen die augenblicklich erforderliche Correctur der Stellung der Larve im Wasser herbeiführen.

Noch weniger genau untersucht als der feinere Bau des statischen Organs ist der des Larvenauges. Ein eingehendes Studium der Sinnesorgane verschiedener Ascidienlarven darf überhaupt als eine lohnende Aufgabe bezeichnet werden. Im Gegensatz zum statischen Organ entsteht das Auge aus einer grösseren Zahl pigmentirter Zellen. Die einzelnen Phasen der Umbildung sind ganz unzureichend bekannt. Ich hatte früher angenommen, dass die Linse aus einer Zelle entstehe, die sich aus dem epithelialen Verband gelöst hätte und in das Lumen eingetreten sei. Eine genaue Nachuntersuchung habe ich zwar nicht mehr vorgenommen, aber ich glaube jetzt doch, dass, wie Kowalevsky angab, mehrere Zellen, vielleicht drei, an der Linsenbildung sich betheiligen. Salensky (1895) findet zwar auch drei „Linsenzellen", glaubt aber, dass nur eine den „Linsenkörper" ausscheidet.

Die Wand der Sinnesblase ist da, wo sie das Sehorgan bildet, sehr bedeutend verdickt, scheint aber dennoch im ganzen Bereich der Retina einschichtig zu bleiben. Salensky unterscheidet eine besondere Falte der Sinnesblasenwand und nennt sie Chorioidealfalte; sie soll später die als Chorioidea bezeichnete Schicht des Auges bilden. Die ansehnlich hohen Zellen der Retina sind nicht alle gleichartig beschaffen, und zwischen grossen pyramiden- oder kegelähnlichen sah ich andere Elemente, die einen stäbchenförmigen Fortsatz besassen und als eigentliche Sehzellen oder Stäbchenzellen zu bezeichnen sein dürften (Fig. 9*A*, Taf. XXX). Ueber das Verhalten des Pigments gegenüber diesen Elementen enthalte ich mich jeder bestimmten Angabe. Festgestellt ist nur, dass die Zellen der Retina mit ihren verjüngten Enden sich in die pigmentirte Region hineinsenken und diese radiär umstellen, und darnach möchte es scheinen, dass die Spitzen aller Retinazellen Pigment führen.

Der lichtbrechende Apparat, der weit in das Lumen der Sinnesblase vorspringt, besteht nach Kupffer aus der Linse und dem diese überdeckenden Meniscus. Die stark convex gekrümmte Meniscuswand soll sich in eine Cuticula fortsetzen, die die ganze Innenseite der Sinnesblase

auskleidet. Doch habe ich eine solche Cuticula nie wahrgenommen, und daher dürfte wohl auch der Kupffer'sche Ringcanal fehlen, der die Linse umkreisen soll (Textfig. 166). Nach Kupffer bestünden hier ganz ähnliche Beziehungen wie zwischen der Zonula Zinnii und der Linse des Wirbelthierauges; der Meniscus wird durch diese Zonula fixirt. Nach hinten zu geht das Sinnesepithel des Auges ziemlich unvermittelt in das Dorsalepithel des Nervenrohres über.

Eine Besonderheit bietet die Sinnesblase der *Molgula*-Larven. Bei *Molgula ampulloides* fand P. J. Van Beneden (1846) nur einen Pigmentfleck in der Sinnesblase, den er als Auge deutete. Selys-Longchamps und Damas haben die Anwesenheit nur eines Pigmentkörpers bei dieser *Molgula* bestätigt und das gleiche Verhalten bei *M. echinosiphonica* und einer *Ctenicella*-Larve angetroffen; sie sind aber der Ansicht, dass es sich um einen Otolithen handelt. Auch Kupffer (1875) hat in den Larven der *Molgula nana* nur ein Sinnesorgan, nämlich den Otolithen, beobachtet.

b. Die ersten Stadien der Entwickelung der Flimmergrube (Neurohypophysialcanal) aus dem Vorderabschnitt des Medullarrohres sind bereits weiter oben (p. 792) beschrieben worden, und bei wenigen freischwimmenden Larve schreitet die Ausbildung des Organs wesentlich weiter vor. Da, wo die Flimmergrube verhältnissmässig früh, bereits im Embryo, sich anlegt, erlangt sie in der Larve insofern eine höhere Ausbildungsstufe als sie eine complicirtere Form annimmt und vorn in den vordersten Darmabschnitt durchbricht. Schon während der Abspaltung von der Sinnesblase war die Flimmergrubenanlage vorn etwas umfangreicher als hinten. Der Gegensatz zwischen diesen beiden Abschnitten verschärft sich sehr bald, indem vorn ein erweitertes Trichterstück entsteht, das hinten in einen ziemlich engen Canal ausläuft.

Das vordere Trichterstück entwickelt an seiner inneren Fläche ein ziemlich gleichmässiges Wimperkleid, das sich auch in den vorderen Canaltheil hinein fortsetzt. Aus dem Trichter geht die Flimmergrube im engeren Sinne des Wortes hervor, die in geringer Entfernung hinter dem Mund in den Kiemendarm durchbricht. Wie ich schon oben (p. 792, Anmerkung) betont habe, scheint mir dafür kein Beweis erbracht zu sein, dass jemals die Sinnesblase in den Darm sich öffnet, und ebensowenig dürfte dies das Vorderende des Medullarrohres thun, bevor es sich in die Sinnesblase und die Flimmergrubenanlage (Neurohypophysialcanal) gespalten hat. Die Perforation erfolgt also als eine Neubildung frühestens erst in den letzten Embryonalstadien, oft erst bei der freischwimmenden oder auch schon festsitzenden Larve. Dass dem noch blind geschlossenen Vorderende der Flimmergrube vielleicht eine kleine Ausstülpung der Darmwand entgegenwächst, scheint mir durchaus wahrscheinlich, und diese letztere würde dann den stark bewimperten Rand der Oeffnungsstelle bilden. Dass aber, wie Willey angiebt, das ganze Trichterstück, die eigentliche Flimmergrube, aus dieser Ausstülpung hervorgeht, halte

ich für ausgeschlossen, und ich vermisse auch in Willey's Untersuchung den Beweis dafür. Demnach bietet auch die ontogenetische Entwickelung der Ascidien keine Stütze für die Behauptung Willey's, dass die Flimmergrube dem drüsigen, von der Mundbucht aus entstandenen Theil der Hypophysis der Vertebraten zu homologisiren sei, während der hintere Flimmergrubencanal und die aus ihm entstandene Neuraldrüse der Ascidien dem Infundibulum oder dem „Processus infundibuli" des Vertebratengehirns entspricht.

Von grosser Wichtigkeit, auch schon in Rücksicht auf die eben erwähnten Homologisirungen, ist es, festzustellen, in welchen Theil des Kiemen-Darm-Apparates die Flimmergrube sich öffnet. Die meisten neueren Untersucher schliessen sich durchaus Kowalevsky an und bezeichnen diesen Darmabschnitt als Stomodäum, indem sie ihn aus einer ektodermalen Einstülpung des Hautepithels hervorgehen lassen. Da zumeist die Mundbucht in den vordersten Kiemendarmtheil bereits durchgebrochen ist, wenn die Oeffnung der Flimmergrube zu erkennen ist, lässt sich eine sichere Entscheidung nicht gewinnen, und man muss sich begnügen, festzustellen, dass ungefähr da, wo das ektodermale Stomodäum in den entodermalen Kiemendarm übergeht, auch die Flimmergrube mündet. Da ich aber in einigen Fällen bei älteren *Clavelina*-Embryonen die Mundbucht noch blind geschlossen und etwa so fand, wie es Kupffer für *Ascidia mentula* abgebildet hat (vergl. Textfig. 166), während die Flimmergrubenöffnung schon vorhanden war, bin ich geneigt, diese letztere der Präbranchialzone des Kiemendarms zuzuzählen. Ob damit ein für alle Ascidien gültiges Verhalten gekennzeichnet ist, wage ich nicht festzustellen.

Wäre das der Fall, so erschiene von vornherein eine Auffassung widerlegt, die Willey vertreten hat. Die Beobachtungen haben zwar mit einer sonst nur seltenen Uebereinstimmung gezeigt, dass der Neuroporus am vorderen Medullarrohrende immer schon lange Zeit bevor der Durchbruch der Flimmergrube erfolgt, sich geschlossen hat. Willey aber ist der Ansicht, dass dieser Verschluss nur ein vorübergehender und gleichsam nur scheinbarer sei. Bei der Bildung der Mundbucht senke sich die ursprüngliche Oeffnungsstelle mit in die Tiefe, und der alte Neuroporus sei identisch mit der Durchbruchsstelle des Neurohypophysialcanals in das Stomodäum. Bestünden auch nur bei einer Ascidie Neuroporus und Flimmergrubenöffnung gleichzeitig nebeneinander, so wäre diese Auffassung unmöglich; es erscheint aber ausnahmslos die letztere erst geraume Zeit nach dem Schwund des ersteren. Wenn aber der Neuroporus sich schliesst, trennt sich die Vorderwand des Medullarrohres völlig vom Hautepithel ab und bleibt mit diesem nicht verwachsen, und überdies ist der Neurohypophysialcanal insofern auch eine Neubildung, als er sich selbstständig verlängert und dadurch vorn zur Verwachsung und Communication mit dem vordersten Kiemendarmabschnitt oder vielleicht auch mit dem Stomodäum gelangt. An die Basis dieses letzteren, dort-

hin, wo die Flimmergrube verwächst und durchbricht, müsste gerade die Region des Hautepithels gelangt sein, welche in einem früheren Stadium den Neuroporus umgrenzte, und das ist bisher durch die Beobachtung nicht erwiesen. Darnach ist also die Auffassung, dass der Neuroporus der Ascidienembryonen nicht vollständig schwinde, sondern in einem späteren Stadium wieder erscheine, um als Verbindung zwischen Flimmergrube und Kiemendarm zu persistiren, weit davon entfernt, durch die ontogenetischen Thatsachen bereits fest begründet zu sein. Daraus ergiebt sich auch ohne Weiteres die lediglich hypothetische Bedeutung der folgenden Behauptungen Willey's: Die Flimmergrube der Ascidien entspricht der Flimmergrube oder der Kölliker'schen Geruchsgrube des *Amphioxus*, weil beide Organe durch den ursprünglichen Neuroporus mit dem Nervenrohr in Verbindung stehen. Schon Ganin hatte eine ähnliche Ansicht vertreten, während Hatschek die Ascidienflimmergrube mit dem Wimperorgan (praeoral pit) des *Amphioxus* homologisirte, die Flimmergrube oder die Geruchsgrube dieses letzteren aber der Neuraldrüse der Ascidien verglich. Wenn man ferner bedenkt, dass Davidoff, im Anschluss an Beobachtungen und Deutungen Kupffer's, die Vertebratenhypophysis mit dem Ascidienmund homologisirt, so wird man vielleicht, im Hinblick auf diese sich direct widersprechenden Deutungen, sich zum Zweifel geneigt fühlen, ob so specielle Homologien zwischen Tunicaten und Vertebraten überhaupt bestehen.

Der hintere Theil der Flimmergrubenanlage oder des Neurohypophysialcanals wird zum Flimmergrubencanal des entwickelten Organs. Er streckt sich in die Länge und behält ein feines Lumen, dessen Durchmesser zumeist von der Dicke der Wandung übertroffen wird (Textfig. 165 *A* u. *B*). Ich habe stets in der freischwimmenden Larve, in der die Sinnesblase auf der Höhe ihrer Ausbildung steht, das Hinterende des Canals in weitem Zusammenhang mit der Sinnesblase gesehen (Textfig. 165 *C*), wenngleich die Art und Weise der Vereinigung gewisse Verschiedenheiten aufweisen. Wenn später, nach der Festsetzung, die Sinnesblase mit den Sinnesorganen sich rückbilden, schliesst sich die Oeffnung; die mediale Wand des Flimmergrubencanals wird vollständig, und dieser geht direct in das hintere Nervenrohr über.

Ungefähr an der Stelle, an welcher der Flimmergrubencanal in die Sinnesblase übergeht, entsteht durch Wucherung der Canalwand das definitive Ganglion. Es mag vielleicht häufiger vorkommen, dass die Ganglionbildung schon bei den freischwimmenden Larven anhebt oder sogar, wie es bei *Distaplia* nach Salensky (1893) der Fall ist, ein sehr hohes Stadium erreicht, indem vom Gehirnganglion zahlreiche periphere Nerven ausstrahlen. Sicher aber ist das kein allgemein gültiges Verhalten, und in der Regel beginnt die Gehirnbildung erst dann, wenn nach der Festsetzung der Larve die Rückbildung der Sinnesblase sich einleitet oder bereits weit vorgeschritten ist. Daher wird die Bildung des Ganglions erst im folgenden Abschnitt behandelt werden, ebenso wie die Entstehung der Neuraldrüse.

2. **Das Mittelstück des Medullarrohres.** Hinter der Verbindungsstelle des Neurohypophysialcanals mit der Sinnesblase beginnt das Mittel- oder Visceralstück des Medullarrohres und reicht ungefähr bis zum Ende des Rumpfabschnitts, wo es allmählich und ohne scharfe Grenze in das caudale Nervenrohr übergeht. Wo die Chorda sich ziemlich weit in den Rumpf vorschiebt, liegt das Hinterende des Mittelstücks noch im Bereich des vordersten Chordaabschnitts. Nur in jüngeren Embryonalstadien, etwa bis zur Zeit des Verschlusses des Neuroporus, ist das Medullarrohr in diesem mittleren Bereich durchaus einschichtig. Später erfolgt eine lebhafte Kern- und Zelltheilung an der ventralen, dem Kiemendarm benachbarten Wand, so dass diese mehrschichtig und sehr bedeutend verdickt erscheint. Die an der Ventralwand proliferirenden Kerne und Zellen differenziren sich sehr rasch in eigenartiger Weise. Die Kerne zeichnen sich durch eine bedeutende Grösse aus und erinnern im ruhenden Zustand an Keimbläschen (Fig. 2, Taf. XXX). In älteren Embryonen und freischwimmenden Larven ist der Unterschied zu den Wandzellen des Nervenrohres besonders auffallend (Fig. 4 und 10, Taf. XXX). Die durch Wucherung der Ventralwand entstandene Zellgruppe bildet das Rumpfganglion, in welchem zahlreiche Ganglienzellen und besonders central und in der Längsrichtung verlaufende feine Nervenfasern zu unterscheiden sind (Textfig. 165*D*). Auch Kupffer hat in diesem Rumpfabschnitt des Nervenrohres Längsfibrillen beobachtet, giebt aber irrthümlicher Weise an, dass sie an der Aussenseite verlaufen, während die Zellen central gelegen seien (vergl. Textfig. 167, p. 804).

Kowalevsky hat zuerst das Rumpfganglion, wenn auch nicht ganz zutreffend, beschrieben und nahm an, dass es bei *Phallusia mammillata* fast in seiner ganzen Ausdehnung dorsal der Chorda aufliegt. Van Beneden und Julin sind dagegen der Ansicht, dass es bei *Clavelina*-Embryonen, sowie die ganze Mittelpartie des Medullarrohres (région viscérale du myencéphale), durchaus vor der Chorda liegt. Ich kann diese letztere Angabe nicht ganz bestätigen, denn ich habe bei Embryonen, die auf dem in Fig. 2, Taf. XXX, abgebildeten Stadium standen, zu wiederholten Malen das Vorderende der Chorda ventral vom Rumpfganglion gesehen, und auch in dem alten, in Fig. 3, Taf. XXVIII, abgebildeten Embryo reicht die Chorda so weit nach vorn, dass fast das ganze Mittelstück des Medullarrohres mit dem ganzen Rumpfganglion in ihrem Bereich liegt. In den freischwimmenden Larven hat sich das Vorderende der Chorda etwas mehr nach hinten zu verschoben und wird höchstens noch auf einer ganz kleinen Strecke vom Hinterende des Rumpfganglions dorsal bedeckt. Dass in dieser Beziehung individuelle Verschiedenheiten vorkommen, lehrt eine Vergleichung von Textfig. 162 (p. 775) mit Fig. 4, Taf. XXVIII.

Van Beneden und Julin haben im Mittelstück (région viscérale) des Medullarrohres einen vorderen und einen hinteren Abschnitt unterschieden, obwohl eine scharfe Sonderung dieser beiden Partien nicht be-

steht. Auch im vorderen Abschnitt entwickelt sich das Rumpfganglion und schiebt sich zuweilen soweit vor, dass es bis in die Region der Sinnesblase hineinreicht (Textfig. 165 C). Kupffer hat dieses Vorderende des Rumpfganglions der Sinnesblase selbst zugerechnet und als „Gehirnganglion" bezeichnet. Bei der freischwimmenden Larve der *Ascidia mentula* konnte Kupffer in diesem zwei Partien unterscheiden, die er „mittleres" und „unteres Hirnganglion" genannt hat. Die dorsal vom „mittleren Hirnganglion" gelegenen Zellen der Sinnesblasenwand verwandeln sich sämmtlich in die pelluciden prismatischen Elemente der Retina, die in radiärer Anordnung das Augenpigment umgeben und wohl zumeist als Sehzellen zu bezeichnen sein dürften (Textfig. 167). Die beiden Hirnganglien dagegen bestehen lediglich aus Ganglienzellen, und Kupffer macht auf gewisse histologische Verschiedenheiten aufmerksam, die sich im mittleren und unteren Theil vorfinden. Nur im mittleren vermochte er nämlich die Zellgrenzen wahrzunehmen, während im unteren die grossen Kerne in einer gemeinsamen, gleichmässig fein punctirt erscheinenden Grundsubstanz liegen. Wenn auch ich die Grenzen der Ganglienzellen zumeist nicht erkannte, glaube ich das auf unzureichende Conservirung zurückführen zu müssen.

Das Rumpfganglion der freischwimmenden *Distaplia*-Larve scheint nach Lahille aus einem vorderen und hinteren Abschnitt zu bestehen, die beide ziemlich weit voneinander entfernt und daher scharf gesondert sind. Allerdings ist Lahille's Darstellung nicht klar genug, um entscheiden zu können, ob das vordere Ganglion in der That der Vorderabschnitt des Rumpfganglions ist und dem larvalen „Gehinganglion" Kupffer's entspricht, oder ob es sich hierbei um das definitive Ganglion handelt, das eine besonders frühzeitige Ausbildung erfahren hat. Nach den Untersuchungen von Salensky (1893) und Hjort (1896) darf man als nahezu gewiss ansehen, dass bereits die freischwimmende *Distaplia*-Larve das definitive Ganglion entwickelt hat. Ganz vorn neben diesem zeichnet Salensky das Rumpfganglion und die Sinnesblase. Lahille sah an dieser Stelle ausser dem fraglichen Ganglion nur die Sinnesblase, wohl aber fand er weiter hinten, unmittelbar vor dem Vorderende der Chorda, ein gangliöses Gebilde, das dem Rumpfganglion entsprechen sollte. Lahille homologisirt dieses hintere Ganglion, es bleibe unerörtert, ob mit Recht, dem ersten grossen Caudalganglion der Appendicularien, das allerdings stets vollständig im Schwanzabschnitt gelegen ist und niemals in den Rumpf hineinreicht.

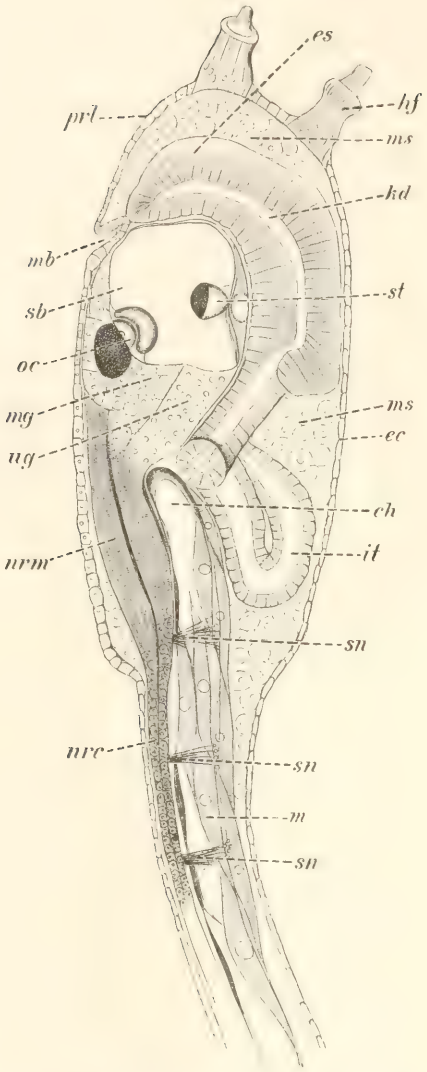
Das Rumpfganglion hat überall nur eine transitorische Bedeutung und schwindet, nachdem die Larve sich festgesetzt und die rückschreitende Metamorphose begonnen hat. Aus der dorsal über dem Ganglion gelegenen epithelialen Wand des Mittelstücks des Medullarrohres aber geht, wie im folgenden Abschnitt dargethan ist, der Ganglienzellstrang der ausgebildeten Form hervor (vergl. p. 293).

3. **Das caudale Nervenrohr.** Im ganzen Bereich des Ruderschwanzes bleibt das Nervenrohr einschichtig Das Lumen wird nach hinten zu immer feiner und kann endlich ganz fehlen, weil die inneren Zellenden der ursprünglichen Röhrenwandung in der Mitte sich berühren. Da während der Gesammtverlängerung des Ruderorgans Zelltheilungen im Caudalrohr nur sehr spärlich erfolgen, ergiebt sich in manchen Fällen eine recht bedeutende Längsstreckung der das Nervenrohr zusammensetzenden Elemente. Während im Mittelstück des Medullarrohres die Zellvermehrung so bedeutend war, dass nicht nur das Rumpfganglion sich bilden, sondern auch die epitheliale Röhrenwand — im Querschnitt betrachtet — aus einer viel grösseren Zahl Zellen sich zusammensetzen konnte, als auf jüngeren embryonalen Stadien (vergl. Textfig. 165*D*, p. 791), erscheint das Schwanznervenrohr der freischwimmenden Larve im Querschnitt höchstens in der gleichen Zellzahl wie im jungen Embryo. Infolge von Zellverschiebungen bei der bedeutenden Längsstreckung dürfte vielleicht in manchen Fällen die Zahl noch geringer werden, und ich konnte häufig auch bei *Clavelina* nur drei Zellen erkennen (Fig. 5, Taf. XXVIII), während im Embryo mindesten vier vorhanden sind.

Nervenfibrillen finden sich nur im vordersten Abschnitt des Caudalrohres. Ich deute sie als die hintersten Ausläufer des dem Mittelstück zugehörenden Fasersystems, wenngleich ich damit nicht in Abrede stellen will, dass auch die dem Schwanzrohr selbst zuzuzählenden Zellen gelegentlich Fibrillen ausscheiden. Unzutreffend aber dürfte es in allen Fällen sein, wenn Kupffer diese Fibrillen — so wie er es auch im Rumpfabschnitt gesehen zu haben meinte — peripher an der äusseren Oberfläche des Nervenrohres gelegen glaubt.

Schon dieser Irrthum Kupffer's muss uns zur Vorsicht mahnen, einer weiteren Beobachtung dieses Forschers über den feineren Bau des Nervensystems im Ruderschwanz der Ascidienlarven die wichtige Bedeutung beizumessen, die ihr, vielleicht von der Mehrzahl der Leser, thatsächlich bereits zuerkannt worden ist. Es handelt sich um die Angabe Kupffer's, dass im Schwanzabschnitt Spinalnerven auftreten, „die in regelmässigen Abständen voneinander vom Rückenmark entspringen und jedenfalls an die Muskeln treten, ob auch an die Epidermis, liess sich nicht constatiren. Mit aller nur wünschenswerthen Schärfe habe ich drei Paare gesehen, das erste Paar an der Grenze von Rumpf- und Schwanztheil des Markes, die folgenden ungefähr in Abständen von der Länge einer Muskelplatte dahinter. . . Es sind nicht rundliche Stränge, sondern flache Fibrillenbündel, mit den charakteristischen feinen Pünctchen besetzt. Die Fibrillen sind gedrängter am Marke und gehen weiterhin fächerförmig auseinander. Es treten mehrere Fibrillen zu je einer Muskelzelle. An der Stelle, wo sie die Muskelzelle treffen, sieht man auf der Oberfläche der letzteren deutlich mehrere kleine Kreise". Diese werden als die Kerne eines Nervenendorgans gedeutet.

Fig. 167.



Larve der *Ascidia mentula*, von rechts gesehen. (Nach Kupffer.) Ca. $^{600}/_{1}$. Der äussere Cellulosemantel ist nicht eingezeichnet worden.
ch = Chorda; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *es* = Endostyl; *hf* = Haftfortsätze; *it* = Intestinum; *kd* = Kiemendarm; *m* = Muskelzellen des Ruderschwanzes; *mb* = Mundbucht; *mg* = Mittleres Hirnganglion; *ms* = Mesenchym; *nrc* = Caudales Nervenrohr; *nrm* = Mittleres oder viscerales Nervenrohr; *oc* = Auge; *prl* = Präorallappen; *sb* = Sinnesblase; *sn* = Die 3 Paar „Spinalnerven"; *st* = Statolith; *ug* = Unteres oder ventrales Hirnganglion. Wegen der Details der Sinnesorgane sehe man Textfig. 166, p. 796.

Diese Angaben Kupffer's haben Viele für ausreichend erachtet, um nunmehr als erwiesen anzunehmen, dass der Ruderschwanz der Ascidienlarven segmentirt sei. Ich habe die betreffende Abbildung, die Kupffer gegeben hat, als Textfig. 167 hersetzen lassen, um dem Leser vorzuführen, auf einer wie mangelhaften Grundlage diese Ansicht beruht. Zunächst muss betont werden, dass nur drei Fibrillenbündel beobachtet wurden, die stets durchaus im vorderen Schwanzabschnitt liegen, und nur in diesem wäre also eine Neuromerie zu erkennen. Zutreffend ist, dass das mittlere Faserbündel vom vorderen ungefähr, aber nicht genau, so weit entfernt ist wie vom hinteren; aber es ist doch besonders wichtig, dass den Fibrillenbündeln keine gangliösen Anschwellungen im Caudalrohr entsprechen. Segmental angeordnete Ganglien wurden überhaupt nicht beobachtet. Die gesammte „Segmentirung" des Schwanznervensystems würde demnach in dem Auftreten von drei Paaren peripheren Nerven bestehen. Dass ein so langer und mächtiger Nervenstrang wie das Caudalrohr periphere Nerven aussenden muss, wenn er überhaupt Bedeutung haben soll, ist eigentlich selbstverständlich, und die „Segmentirung" würde also darauf beruhen, dass die wenigen abgehenden Nervenfaserbündel nicht gerade in auffallend ungleichmässiger Vertheilung auftreten.

Ich habe aber Bedenken, ob die von Kupffer beschriebenen

„Spinalnerven" überhaupt nervöse Gebilde sind. Auffallend ist es immerhin, dass nur ein Paar Secunden lang, im Moment des Todes der Larve, die Nervenfibrillen scharf und bestimmt hervortreten sollen. Wichtiger aber ist es, dass sonst die Nervenästchen der Ascidien als im Querschnitt rundliche Stränge und nicht als flache Fibrillenbänder entspringen. Erwägt man ferner, dass Kupffer die Nervenfibrillen im Rumpfganglion und Anfangstheil des Caudalrohres peripher und nicht, wie es der Fall ist, central verlaufen sah, so wird man wohl meinen Zweifel, ob Kupffer überhaupt Spinalnerven aufgefunden hat, gerechtfertigt finden müssen.

d. Die Peribranchialräume und die Cloake.

Kaum eine andere Frage aus der Entwickelungsgeschichte der Ascidien ist so häufig und eingehend erörtert worden, wie die nach der Entstehung der Peribranchialräume und der Cloake im Embryo. Nachdem zuerst Kowalevsky darauf aufmerksam gemacht hatte, dass die Wandungen dieser Höhlungen im Embryo in einer ganz anderen Weise sich entwickeln als in den Knospen, lag es nahe, den Versuch zu unternehmen, die beiden verschiedenen Entwickelungsweisen auf einander zurückzuführen und nur als Modificationen eines ursprünglichen Typus zu erweisen. Selbst eine nur wenig eingehende Untersuchung der Knospungsvorgänge musste sofort überzeugen, dass die Peribranchialräume in den jungen Knospen als Entodermdivertikel entstehen, während die schwieriger zu verfolgenden Vorgänge während der Embryonalentwickelung es nicht gestatteten, bei einer flüchtigeren Untersuchung zu einem sicheren Ergebniss sofort zu gelangen. Es musste daher von vornherein sehr wahrscheinlich sein, dass bei der Beobachtung der Peribranchialbildung im Embryo ein Irrthum untergelaufen sei, und dass auch hier, wie in der Knospe, das Entoderm die gesammten Wandungen aufbaut. Als aber bald die genaueren Untersuchungen einerseits lehrten, dass eine so umfangreiche Betheiligung des Entoderms bei der Bildung der Peribranchialräume im Embryo nicht vorhanden sein könne, andererseits aber doch auch nicht sofort deutlich erkennen liessen, dass die ganzen Wände aus dem Ektoderm stammen, hielt man es am wahrscheinlichsten, dass beide primären Keimblätter die embryonalen Peribranchialräume begrenzen. Es ist für die gesammte Keimblätterlehre von grosser Bedeutung, ob in der Embryonalentwickelung bei der Bildung des Peribranchialraums das Entoderm sich betheiligt oder nicht. Liesse sich ein entodermaler Antheil nachweisen, so würde dadurch eine befriedigende Erklärung der Gegensätze in der Embryonal- und Knospenentwickelung gewonnen sein. Es wäre ganz gut zu verstehen, dass in der ungeschlechtlich entstehenden Generation die Bedeutung des äusseren Keimblatts im Verhältniss zu der des inneren bei der Peribranchialbildung zurückträte und nur noch die unmittelbare Umgebung der Egestionsöffnung vom

Ektoderm geliefert würde, und die Entwickelungsvorgänge im Embryo und in der Knospe erschienen damit nicht mehr als fundamental entgegengesetzt. Dieser vermittelnde Standpunct hat sich aber nicht festhalten lassen, und es bestehen in der That zwischen der Knospung und Embryonalentwickelung die wesentlichen Gegensätze, die Van Beneden und Julin als undenkbar hinstellten und als eine Erschütterung der Grundlagen der Keimblätterlehre bezeichneten.

I. Die verschiedenen Ansichten über die Entstehung der Peribranchialräume in Ascidienembryonen, die früher geäussert wurden und zum Theil auch gegenwärtig noch von manchen Forschern vertreten werden, weichen nach drei Richtungen auseinander. Metschnikoff (1868) behauptete, dass zwei Cloakalbläschen sich frühzeitig vom Entoderm abschnüren und dann zu einem einheitlichen Peribranchialraum verschmelzen. Auch Pizon (1892) hat einen entodermalen Ursprung der gesammten Peribranchial- und Cloakenhöhlen bei *Botryllus* und *Botrylloides* behauptet und scheint daran bis auf den heutigen Tag festzuhalten. Es sollen aber die beiden entodermalen Peribranchialanlagen nicht völlig getrennt entstehen, sondern von allem Anfang an in der Medianebene dorsal miteinander verbunden sein.

Im schärfsten Gegensatz dazu liess Kowalevsky (1871) die zwei Cloakalbläschen, die die Peribranchialräume und Cloake bilden, durch Einstülpungen vom Ektoderm aus entstehen, und im Wesentlichen wurde das von Seeliger (1884, 1893), Willey (1893), Salensky (1895) und manchen Anderen bestätigt, so dass ich die Frage als in diesem Sinne erledigt ansehen möchte. Allerdings will ich nicht verkennen, dass eine Nachuntersuchung gerade der Objecte, mit denen sich Pizon beschäftigt hat, ein dringendes Bedürfniss ist, denn bei Botrylliden ist die ektodermale Herkunft der Peribranchialräume bisher in einer überzeugenden Weise nicht dargethan worden. Zuweilen treten übrigens nicht zwei seitliche, sondern nur eine mediane, dorsale Peribranchialeinstülpung auf.*)

Die dritte vermittelnde Auffassung haben Van Beneden und Julin in mehrfach modificirter Weise vertreten, und es ist daher unzutreffend, wenn diese Forscher, wie es häufiger geschehen ist, so genannt werden, als ob sie zuerst die ektodermale Herkunft der Peribranchialwände sicher nachgewiesen hätten. In ihrer ersten Mittheilung (1884), in der die beweisenden Ausführungen allerdings erst in Aussicht gestellt werden, behaupten sie, dass die Wände des Peribranchialraums zum grössten Theil entodermal seien. Die beiden ektodermalen Cloakalbläschen sollen sich nämlich nur sehr wenig vertiefen, zwei ento-

*) Die Entstehung der gesammten Peribranchialräume und der Cloake aus einer unpaaren dorsalen Ektodermeinstülpung behauptet neuerdings Julin für *Molgula occulta*, *Lithonephria* und *Styelopsis*, und es scheint, dass diese Bildungsweise bei Molguliden (und Cynthien?) ziemlich allgemein verbreitet ist. Sie findet sich auch in der directen Entwickelung der *Anurella*.

dermale Ausstülpungen des Kiemendarms dagegen sich von diesem ablösen und ihn dorsal und seitlich vollkommen umwachsen, indem sie zu den Peribranchialräumen werden. In einer folgenden Abhandlung (1884) hat diese Auffassung insofern eine Aenderung erfahren, als nunmehr die äussere Peribranchialwand als ektodermal, die innere als entodermal in Anspruch genommen wird. Allerdings ist nicht zu erkennen, worauf dieser veränderte Standpunct der beiden Autoren sich stützt, denn neues Beweismaterial wird nicht vorgelegt. In einer dritten Arbeit endlich (1886) halten die belgischen Forscher zwar an dem Auftreten von paarigen entodermalen Peribranchialausstülpungen fest, sind aber jetzt zweifelhaft, ob sich diese vom Kiemendarm vollständig abtrennen, oder ob die Stellen, an welchen die Ausstülpungen erfolgten, zu zwei bleibenden Kiemenspalten würden. Auch die Grenzen des ektodermalen und entodermalen Antheils in den Peribranchialwänden sind sie nicht mehr in der Lage, sicher anzugeben.

Ich kann an meiner früheren Darstellung (1893) von der Entstehung der Peribranchialräume bei *Clavelina* durchaus festhalten. Hier bilden sich die beiden Peribranchialeinstülpungen, Kowalevsky's Cloakalbläschen, sehr früh im Embryo, lange bevor dieser zum Ausschlüpfen bereit ist; bei der *Ciona* dagegen entstehen sie, wie es scheint, viel später, auf dem letzten Embryonalstadium oder erst in der freischwimmenden Larve. Auch bei *Phallusia* und *Ascidia mentula* sind die Gruben auf dem freien Larvenstadium noch wenig umfangreich, während bei vielen Synascidien zu dieser Zeit bereits Peribranchialräume und Cloake wohl entwickelt und zahlreiche Kiemenspalten durchgebrochen sind (vergl. oben Textfig. 163, p. 783).

Bemerkenswerth sind gewisse individuelle Verschiedenheiten in der ersten Bildung der ektodermalen Einstülpungen bei *Clavelina*. Zwar liegen die Peribranchialgruben stets ziemlich dicht hinter dem vorderen, erweiterten Theil des embryonalen Medullarrohres und zwar nicht genau seitlich, sondern ein wenig dem Rücken genähert, aber sie treten nicht immer gleichzeitig und ganz symmetrisch auf. Bei der Triester Form fand ich fast ausnahmslos zuerst auf der linken Seite die Einstülpung gebildet, während in den Embryonen aus dem Pantano bei Messina und bei den Neapeler Thieren die Grübchen auf beiden Seiten ganz gleichzeitig auftreten, oder bald die linke, bald die rechte Einsenkung sich zuerst zeigt.

Die ektodermalen Peribranchialgrübchen vertiefen und vergrössern sich rasch zu umfangreicheren Taschen, die rechts und links vom Kiemendarm sich ausbreiten und durch feine Oeffnungen, die den alten Einstülpungsstellen entsprechen, jederseits nach aussen münden. Diese beiden Mündungen rücken immer weiter dorsalwärts, bis sie sich endlich in der Medianebene begegnen und zur unpaaren Egestionsöffnung vereinigen. Diese Vereinigung erfolgt bei den verschiedenen Arten und Gattungen zu verschiedenen Zeiten. Da, wo der Kiemendarm frühzeitig ein hohes

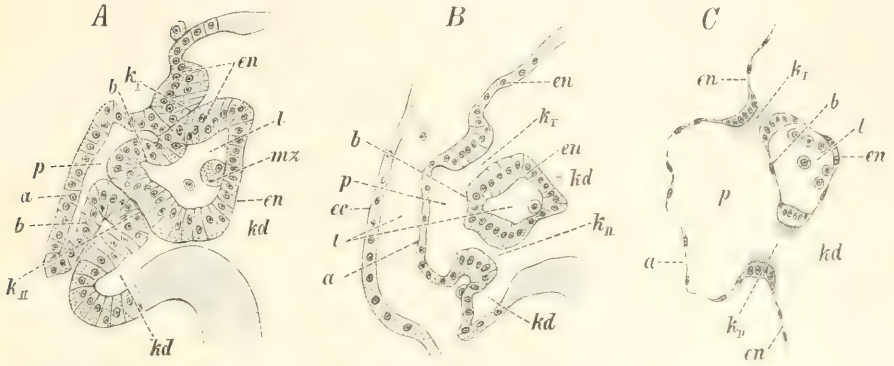
Entwickelungsstadium erreicht, ist auch bereits in der freischwimmenden Larve und oft auch schon in älteren Embryonen die Egestionsöffnung gebildet (vergl. die Abbildung in der Textfigur 163, p. 783), während in anderen Fällen zu diesen Zeitpuncten erst die Einstülpungen der beiden Peribranchialgruben aufzutreten beginnen. Beachtenswerth sind auch individuelle Unterschiede, die zuweilen recht bedeutend sein können. So fand ich z. B. zuweilen bei alten *Clavelina*-Embryonen die beiden Peribranchialeinstülpungen bereits dorsal vereinigt und durch eine einheitliche Egestionsöffnung nach aussen mündend (Fig. 4, Taf. XXX), während manchmal wieder freischwimmende Larven, deren Organisation in anderer Beziehung sich weiter fortgeschritten erwies, noch zwei besondere, weit voneinander entfernte Mündungsstellen der Peribranchialräume besassen (Fig. 10, Taf. XXX). Salensky lässt die beiden Peribranchialeinstülpungen bei *Didemnum* sich vollkommen vom Ektoderm abschnüren und die gemeinsame Egestionsöffnung erst viel später und unabhängig von den alten Einstülpungsstellen entstehen (vergl. p. 811).

Den beiden Peribranchialeinstülpungen wachsen Aussackungen des entodermalen Kiemendarms entgegen, und es scheint, dass diese letzteren mehrfach für die Anlagen der Peribranchialräume selbst gehalten worden sind. Sie werden aber später wieder ganz in den Kiemendarm einbezogen und bilden höchstens das ganze, die ersten Kiemenspalten umrahmende Flimmerepithel, niemals aber auch noch das Innenepithel des Peribranchialraumes. Bei *Clavelina*, *Ciona* und vielen anderen Ascidien verlöthen die ektodermalen Peribranchialtaschen mit den entodermalen Ausbuchtungen jederseits an zwei hintereinander gelegenen Stellen. Führt man Querschnitte, so zeigt daher ein Schnitt höchstens nur eine Verwachsungsstelle (Fig. 3, Taf. XXX). Da, wo die Verlöthungen der beiden Epithelien eintraten, entstehen später die ersten Kiemenspalten. Diese sowie alle anderen Stigmata bilden sich nicht etwa in der Art, dass eine Gruppe Zellen rückgebildet und abgestossen oder resorbirt würde, so dass an ihre Stelle eine Perforation träte, sondern inmitten des lebensfähigen und in reger Theilung begriffenen Gewebes, das gerade die Verwachsungsstellen kennzeichnet, bildet sich in Folge Auseinanderweichens der Zellen zunächst ein kaum wahrnehmbarer feiner Canal, der sich rasch erweitert, weil die ihn umgrenzenden Epithelien immer weiter zurückweichen. An den Verlöthungsstellen vereinigen sich das ektodermale und entodermale Epithel so innig, dass die ursprünglichen Grenzen beider sich meist nicht mehr feststellen lassen. Wenn dann die Kiemenspalte zum Durchbruch gelangt ist und wieder überall im Umkreise der Perforation ein einschichtiges Epithel sich ausbreitet, fehlt zumeist ein sicherer Anhalt für die Beurtheilung, bis wohin Ektoderm und Entoderm reichen. Dass das Entoderm sich wesentlich an der Bildung des Flimmer- oder Geisselepithels betheiligt, das die Spalten umgiebt, scheint mir gewiss zu sein; ob aber alle Geisselzellen entodermalen Ursprungs sind, ist zum mindesten zweifelhaft, obwohl es vielleicht nahe liegen dürfte, anzu-

nehmen, dass ein histologisch ganz gleichartiges Epithelstück auch nur aus einem Keimblatt entspringen möchte. Trotzdem habe ich Bilder von den ersten in Entwickelung begriffenen Spiraculis gesehen, die ziemlich sicher darauf hinzudeuten schienen, dass die an die Peribranchialhöhlen grenzenden Ränder des Flimmerepithels vom Ektoderm gebildet werden.

Bei *Clavelina*, und die meisten Monascidien scheinen sich ähnlich zu verhalten, verwächst, wie schon oben bemerkt wurde, jedes Peri-

Fig. 168.



Längsschnitte durch den rechten Peribranchialraum und die benachbarte Kiemendarmwand. $^{355}/_{1}$.

A Embryo von *Clavelina*. *B* Eben festgesetzte Larve der *Clavelina*. *C* Festgesetzte *Ciona*-Larve.

a = Aussenepithel des Peribranchialraums; *b* = Innenepithel; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *en* = Entoderm des Kiemendarms; k_I, k_{II} = vordere und hintere Kiemenspalte; *kd* = Kiemendarm; *l* = primäre Leibeshöhle; *mz* = Mesenchymzellen; *p* = Peribranchialraum.

branchialbläschen sofort an zwei Stellen mit dem Kiemendarmepithel, und die Folge ist, dass auf jeder Seite sich nahezu vollkommen gleichzeitig zwei Kiemenspalten entwickeln: eine vordere und eine hintere. Ich habe es zuerst bei *Clavelina*-Embryonen bemerkt, dass gleich anfangs die noch winzig feinen Kiemenperforationen nicht alle einen parallelen Verlauf haben, sondern infolge einer Knickung des Kiemendarms verlaufen das vordere und hintere Canälchen jeder Seite oft nahezu senkrecht zu einander. Auch noch auf viel älteren Stadien, wenn die Kiemenspalten viel grösser geworden sind, bleiben häufig diese Richtungen erhalten, und bei *Clavelina* zeigen alle Spalten der vorderen und hinteren Reihe diese Lage (Textfig. 168 *A*, *B*, *C*). Betrachtet man daher den jungen in Bildung begriffenen Kiemenkorb von einer Seite, so sieht man zumeist nur eine der beiden primären Spalten deutlich, während die andere sich leicht der Beobachtung entzieht. Das mag vielleicht zuweilen auch der Grund gewesen sein, dass manche Autoren jederseits nur eine primäre

Spalte und nicht gleich ein Spaltenpaar auftreten sahen. Doch ist kein Grund vorhanden, in allen Fällen einen Irrthum zu vermuthen, wenn die Anwesenheit nur einer Kiemenspalte auf jeder Seite behauptet wird. Nach Salensky (1895) müsste bei *Didemnum niveum* am Hinterende des Kiemendarms aus jedem seitlichen „primären Kiemenrohr" nur eine „primäre Kiemenspalte" sich bilden, und auch nach Julin (1899) entwickelt sich bei *Styelopsis* und vielleicht auch bei *Ciona* zunächst jederseits nur ein Spiraculum. Diese letzteren Angaben sind insofern von Bedeutung, weil sie uns zeigen, dass ein den Appendicularien vergleichbares Verhalten vorübergehend in der ontogenetischen Entwickelung der Ascidien auftritt (vergl. hier auch die an anderer Stelle, p. 375 u. fg., sowie später im 7. Abschnitt gegebene Darstellung).

In der Regel geht das Embryonalstadium, das nur ein einziges Spaltenpaar besitzt, sehr rasch vorüber, weil bald nach dem Durchbruch des ersten Paares ein zweites entsteht. Nur bei *Didemnum niveum* erfolgt nach der Bildung der beiden ersten Stigmen eine lange Pause, während der die Kiemenspalten sich nicht vermehren, die übrigen Organe aber in ihrer Entwickelung bedeutend fortschreiten (Salensky).

II. Bei den meisten Monascidien sind die beiden Peribranchialeinstülpungen noch vollständig voneinander getrennt, wenn bereits das freischwimmende Larvenstadium erreicht ist: die Larven der Synascidien haben aber grösstentheils mit der Bildung der dorsalen Cloakenhöhle begonnen und zeigen die beiden Peribranchialräume zu einer den Kiemendarm umschliessenden Höhlung verbunden. So findet man z. B. noch bei der festgesetzten *Ciona*-Larve, deren Ruderschwanz ganz rückgebildet ist, die äusseren Oeffnungen der beiden Peribranchialtaschen seitlich gelegen und stets von der Medianebene noch weit entfernt (Textfig. 84, p. 375), in der Art etwa, wie normaler Weise bei *Clavelina*-Embryonen, die noch innerhalb des Follikels ruhen. Auch bei *Molgula ampulloides* und vielen anderen sind die beiden Peribranchialeinstülpungen noch längere Zeit nach der Festsetzung der Larve vollständig voneinander getrennt und die Cloake unentwickelt. Die Entstehung dieses dorsalen Cloakenraumes ist in verschiedener Weise beschrieben worden.

Die Darstellung, die ich bereits vor 20 Jahren (1884) über die Cloakenbildung gegeben und später (1893) eingehender begründet habe, halte ich auch jetzt noch für die allein zutreffende. Sie ist bereits weiter oben in diesem Abschnitt berührt worden. Die Cloakenhöhle entsteht lediglich dadurch, dass die ursprünglich seitlich gelegenen Peribranchialeinstülpungen sich dorsalwärts ausdehnen und in der Medianebene vereinigen, indem die beiden äusseren Oeffnungen hier zur Bildung der unpaaren Egestionsöffnung zusammentreten (Fig. 4, Taf. XXX). Der Rand dieser setzt sich also aus einer rechten und linken Hälfte zusammen, die auf jüngeren Stadien weit voneinander entfernt waren und die ventralen Lippen der beiden Peribranchialeinstülpungen bildeten. Gewisse Eigen-

thümlichkeiten, die die Egestionsöffnung auszeichnen, lassen sich zuweilen schon auf dem frühen Stadium erkennen, wenn die beiden Peribranchialöffnungen noch getrennt bestehen. So legen sich die Sphinctermuskeln (*Ciona*, *Phallusia*) als zwei halbkreisförmige Bogen in weiter Entfernung voneinander an jeder Peribranchialeinstülpung gesondert an und rücken allmählich immer weiter dorsal gegen die Medianebene zu. Van Beneden und Julin (1884) sahen am Rande jeder Peribranchialeinstülpung drei Lappen und beobachteten, wie diese allmählich dorsalwärts wanderten und sich zum sechslappigen Kranz der Egestionsöffnung zusammenschlossen. Damit ist, so klar als es überhaupt nur gefordert werden kann, bewiesen, dass die alten Ränder der beiden getrennten Oeffnungen der Peribranchialeinstülpungen die Egestionsöffnung umgrenzen, und dass also die Cloake nicht durch eine neue, dritte Medianeinstülpung sich bildet. Dass später, wenn die Streckung der Region der Egestionsöffnung zu einem Sipho erfolgt, nachträglich noch Ektodermepithel sich einsenken kann, soll natürlich nicht in Abrede gestellt werden.

Salensky (1895) lässt bei *Diplosoma* und *Didemnum* die beiden ektodermalen Peribranchialeinstülpungen vollständig vom Hautepithel sich abtrennen und die Cloakalhöhle dadurch entstehen, dass die dorsalen Theile der beiden Peribranchialsäcke gegeneinander wachsen und zu einem Raum sich vereinigen. Dann erst soll hinter der Sinnesblase eine neue „cloakale Einstülpung" auftreten, die in die Cloakenhöhle durchbricht und die Egestionsöffnung sowie den äusseren Theil der Cloakalhöhle, die innere Auskleidung des Egestionssiphos, liefert.

Noch weiter als diese Angaben Salensky's entfernen sich die Van Beneden's und Julin's (1884) von meinen Befunden. Die belgischen Autoren lassen die mediane Vereinigung der beiden ektodermalen Peribranchialsäcke dadurch zu Stande kommen, dass eine neue, selbstständige Einsenkung der dorsalen Leibeswand erfolgt, in welche die Säckchen mit ihren beiden ursprünglichen Oeffnungen einmünden. Diese Medianeinstülpung bildet die Cloakenhöhle, und deren Wandung soll sich dadurch von den seitlichen Peribranchialwänden unterscheiden, dass sie nichts anderes sei, als der dorsale mediane Theil des ursprünglichen Hautepithels der Larve. Es besteht aber ein solcher Gegensatz zwischen dem medialen und den seitlichen Theilen nicht. Denn ebensowenig wie das Ektodermepithel in den seitlichen Peribranchialbläschen unverändert sich eingesenkt hat, ist das auch, nach Van Beneden's eigenen Angaben, in der Cloakalhöhle der Fall. Wäre der Boden der Cloakenhöhle das unveränderte Hautepithel, so müsste man erwarten, dass seine Zellen, so wie die der Haut, im Unterschiede zu denen der seitlichen Peribranchialräume einen äusseren Cellulosemantel bilden oder sich gleich anfangs mit einem solchen einsenken. Der Vorgang der Cloakenbildung, den Van Beneden und Julin in der ontogenetischen Entwickelung der Ascidien festgestellt zu haben glaubten, veranlasste diese Forscher

folgende Schlüsse zu ziehen: Den beiden Spiraculargängen der Appendicularien sind nur die beiden ektodermalen Peribranchialeinstülpungen der Ascidien zu vergleichen. Die Cloakalhöhle dieser letzteren ist eine Neubildung, die aus der ursprünglich dorsalen Medianpartie der ektodermalen Leibeswand der appendicularienähnlichen Vorfahrenform hervorgegangen ist. Dass aber bei *Clavelina* eine derartige selbstständige Cloakeneinsenkung nicht vorhanden ist, wurde oben nachgewiesen.

Pizon, der die beiden ektodermalen Peribranchialeinstülpungen nicht kennt, sondern paarige Entodermausstülpungen annimmt, lässt die Cloakenhöhle durch die dorsal-mediane Vereinigung dieser letzteren entstehen und demnach ganz vom Entoderm ausgekleidet sein. Nur die Randpartie der später sich bildenden Egestionsöffnung besteht aus ektodermalem Epithel.

e. Der Darmtractus.

1. Die Mundhöhle ist meist erst auf dem letzten Embryonalstadium oder in der freischwimmenden Larve fertig ausgebildet und in den Kiemendarm durchgebrochen. Sie ist stets nur seicht und tritt an Umfang gegenüber dem mächtigen Kiemendarm sehr zurück. Zwar hat Kupffer den Kiemendarm der Larve der *Ascidia mentula* noch ohne jeden Zusammenhang mit der Aussenwelt gezeichnet (vgl. Textfig. 166, p. 796 u. 167, p. 804), allein es ist nicht unwahrscheinlich, dass er die feine Verbindung mit der ektodermalen Mundbucht übersehen hat. Ich habe wenigstens bei keiner Larve mehr den Kiemendarm noch geschlossen gefunden. Trotzdem scheint mir aber niemals die Möglichkeit zu bestehen, dass die freischwimmende Larve feste Nahrungskörper von aussen her aufnimmt, denn über der Mundeinstülpung liegt stets die mehr oder minder dicke Schicht des äusseren Cellulosemantels, die den Mundeingang vollkommen verschliesst.

Die ektodermale Einstülpung der Mundbucht liegt unmittelbar vor dem Vorderende des Medullarrohres oder der Sinnesblase. Wie ich oben (p. 798) schon erwähnt habe, besteht niemals eine directe Verbindung zwischen der Sinnesblase und der Mundhöhle, wohl aber zwischen dieser und der Flimmergrube. Allerdings scheint häufig die Flimmergrubenöffnung etwas tiefer, bereits im Bereiche des entodermalen Kiemendarms zu liegen.

Das erste Auftreten der Mundbucht fällt in die spätere Embryonalzeit und dürfte wohl niemals stattfinden, bevor der Neuroporus sich geschlossen hat. Die Einstülpung erfolgt zwar ein wenig vor der Stelle, an der vorher der Neuroporus sich öffnete, allein es ist nicht ganz unwahrscheinlich, dass auch die Verschlussstelle des Ektoderms sich mit in die Tiefe senkt. Dafür aber, dass der alte Neuroporus mit der späteren Flimmergrubenöffnung identisch ist, fehlt, wie ich schon oben (p. 799) betont habe, jeder Beweis, und damit widerlegen sich gewisse

Ansichten über die morphologische Bedeutung und über die Homologie des Mundes der Ascidien (vergl. oben, p. 800).

2. Der Kiemendarm stellt auf dem freischwimmenden Larvenstadium ein verhältnissmässig sehr umfangreiches Organ dar, dessen Wandungen an allen Stellen ein einschichtiges Epithel bilden und einen grossen Hohlraum umschliessen. Schon auf dem im vorigen Abschnitt (p. 759 u. fg.) beschriebenen Stadium fanden wir ihn angelegt, wenn er freilich auch noch nicht an allen Stellen vollständig vom Mesenchym sich gesondert hatte, und dieses seitlich und zuweilen auch vorn (vgl. Textfig. 160, p. 765) noch fest mit der Anlage des Kiemen- oder Vorderdarms verwachsen sein konnte. Auf späteren Embryonalstadien hat wohl überall das Proliferiren von Mesenchymzellen aus dem Entoderm aufgehört, und der Kiemendarm gewinnt damit seine eigene selbstständige Wandung.

Die Gestalt des Kiemendarms, die Grösse seines Lumens, die Dicke seiner Wandungen wechseln während der letzten Embryonalperiode bei den verschiedenen Ascidien in so mannigfacher Weise, dass es nicht lohnen könnte, weitere Einzelheiten hier aufzuführen. Es ist oben (p. 777) bereits bemerkt worden, dass der Kiemendarm der verschiedenen freischwimmenden Larven in seiner Entwickelung oft ausserordentlich verschieden weit vorgeschritten ist, und die Abbildungen in Textfig. 162, 163, 167, Fig. 1 u. 2, Taf. XXXII zeigen eine Reihe solcher Unterschiede, die keiner weiteren Erklärung bedürfen. Andererseits aber bietet die Entwickelung des Kiemendarms bei allen Embryonen oder Larven gewisse übereinstimmende Züge, die vornehmlich in dem Auftreten des Endostyls und der Kiemenspalten zum Ausdruck kommen.

Die Anlage des Endostyls zeigt sich wohl ausnahmslos spätestens bereits auf den letzten Embryonalstadien; bei vielen Synascidienembryonen, deren Kiemendarmentwickelung vorauseilt, ist das Organ fast in allen Theilen vollkommen ausgebildet, wenn der Follikel gesprengt wird. Die Bildung beginnt mit einer streifenförmigen Verdickung, die in der Medianebene verläuft und die spätere Ventralseite des Kiemendarms bestimmt. Im Embryo und häufig auch noch in der freischwimmenden Larve (Textfig. 167) erscheint aber die Endostylanlage nach vorn gerichtet und liegt dicht hinter dem sogenannten Präorallappen. Erst allmählich vollzieht sich die Verschiebung nach hinten und ventral zu. Es mag sein, dass auf diesem ersten Stadium die Entodermverdickung nicht immer einschichtig bleibt, obwohl ich sie stets so antraf, wenn auch die ineinander gekeilten langen Zellen die einschichtige Anordnung oft recht schwer erkennen liessen. Die verdickte Medianzone wird durch zwei von aussen nach innen zu sich einsenkende Längsfurchen, die ich als Bauchfalten bezeichnet habe, scharf von den Seitentheilen der Kiemendarmwand abgegrenzt. Während in diesen letzteren die Zellen allmählich immer niedriger werden, bleiben sie zwischen den Bauchfalten ansehnlich

hoch cylindrisch und stäbchenförmig, um nach und nach in der bestimmten Weise sich zu differenziren, die aus der Beschreibung des entwickelten Endostyls (p. 340 fg.) bekannt ist.

Wie ich schon oben (p. 808) angedeutet habe, treten die Seitenwände des Kiemendarms frühzeitig zu den Peribranchialeinstülpungen in Beziehung und werden von den Kiemenspalten durchbrochen. Wenn auch die Spaltenbildung bei manchen freischwimmenden Synascidienlarven sehr weit vorgeschritten sein kann (vergl. Textfig. 163, p. 783), so tritt sie doch andererseits bei vielen Monascidien erst so viel später ein, dass zur Zeit der Festsetzung der Kiemendarm noch sehr unvollkommen entwickelt erscheint, und daher soll die Bildung der Spiracula erst in einem späteren Abschnitt behandelt werden. Nur auf die Entstehungsweise der ersten Spalten, die ich schon bei der Besprechung der Peribranchialbläschen berühren musste, soll hier nochmals kurz hingewiesen werden. Bei fast allen Formen, bei denen diese Vorgänge genauer beobachtet worden sind, hat sich der Nachweis führen lassen, dass am Kiemendarm zwei seitliche Divertikel oder Divertikelpaare auftreten, an deren Blindenden zunächst fast stets nur eine Spalte in die Peribranchialräume durchbricht. Salensky bezeichnet diese Entodermaussackungen als „Kiemenrohre“ und findet, dass solche Röhren, wenngleich viel weniger umfangreich, auch bei der Bildung aller folgenden Spalten auftreten. So wie wir die beiden Peribranchialeinstülpungen des Ektoderms dem ektodermalen Antheil der beiden Spiraculargänge der Appendicularien verglichen haben, homologisiren wir naturgemäss auch den entodermalen Theil dieser letzteren (vergl. Fig. 1, Taf. VII) mit den beiden ersten entodermalen Ausstülpungen des embryonalen Kiemendarms (Kiemenrohre Salensky's) der Ascidien. Die Betheiligung des Entoderms an der Auskleidung der Kiemenspaltenwände bei Ascidien hat daher eine wichtige morphologische Bedeutung und weist auf gewisse sehr alte Einrichtungen der appendicularienähnlichen Vorfahrenform phylogenetisch zurück.

3. Der Verdauungstractus entsteht stets während der letzten Embryonalzeit von der Kiemendarmanlage aus und ist fast immer in der freischwimmenden Larve bereits in eine Anzahl hintereinander liegender Abschnitte mehr oder minder unvollständig gesondert, natürlich nur da, wo auch die ausgebildete Ascidie die entsprechenden Darmtheile erkennen lässt. Ueber die Art und Weise der Entstehung der Darmschleife weichen aber die Ansichten nicht unerheblich auseinander. Insoweit die Beobachtungen sich auf ganz verschiedene Objecte beziehen, wird mit der Wahrscheinlichkeit zu rechnen sein, dass die Entwickelungsvorgänge nicht überall in ganz übereinstimmender Weise sich vollziehen.

So wie Kowalevsky, fanden auch Kupffer und Seeliger bei *Phallusia*, *Ciona*, *Ascidia mentula*, *Clavelina*, dass der gesammte Verdauungstractus aus einem Divertikel der Kiemendarmlage entspringt, der sich allmählich hufeisenförmig oder zu einer complicirteren Schleifenform

krümmt und später in die einzelnen Darmabschnitte, in Oesophagus, Magen und Intestinum sondert. Der Durchbruch des Blindendes in die Cloakenhöhle erfolgt häufig erst nach der Festsetzung der Larve. Die Ausstülpung des Kiemendarms liegt an dessen hinterem Ende in der Nähe des vordersten Chordaabschnitts, etwa da, wo sich auf einem früheren Stadium das caudale Entoderm mit dem Vorderdarm verband. Doch ist es unsicher, ob der die Darmschleife bildende Divertikel des Kiemendarms mit dem früher zum Schwanzentoderm sich fortsetzenden Endabschnitt identisch ist. Bei *Didemnum* und *Distaplia* ist das sogar bestimmt nicht der Fall.

Etwas abweichend schildern Van Beneden und Julin die Bildungsweise des Verdauungstractus bei *Clavelina*. Nur den absteigenden Ast der Darmschleife, Oesophagus und Magen, lassen sie aus dem subchordalen Divertikel des Vorderdarms hervorgehen, der aufsteigende Intestinalast aber soll sich als eine selbstständige secundäre Ausstülpung der rechten Magenwand bilden und nach vorn und links auswachsen. Bei der Deutung dieses angeblichen Entwickelungsvorgangs lassen die belgischen Forscher ihrer Phantasie freien Lauf. Sie vergleichen den Endabschnitt des Ascidiendarms – der kolbenförmigen Drüse des *Amphioxus*! Da dieses nahe beim Mund sich öffnende Gebilde dem ersten Rumpfsegment zuzurechnen sei, entspreche der gesammte Rumpfabschnitt der Ascidienlarve nur dem kleinen vordersten Körperabschnitt des *Amphioxus* bis zum Hinterende des ersten Rumpfsegmentes.

Nach einem dritten Modus entwickelt sich die Darmschleife bei *Didemnum* und *Diplosoma*.

Den Untersuchungen Salensky's zufolge treten bei diesen Formen die Anlagen des Verdauungstractus ziemlich gleichzeitig mit dem Kiemendarm oder sogar noch früher als dieser in Erscheinung. Die beiden bereits im vorhergehenden Abschnitt erwähnten Seitenschläuche (p. 762) entstehen zunächst rechts und links an der Dorsalseite des Embryos und breiten sich rasch seitlich und ventral zu aus. Der linke Schlauch, der Darmschlauch, bildet weiterhin das Intestinum und Rectum (Fig. 1, Taf. XXX), der rechte, der Magenschlauch, den Magen und Oesophagus. Bei *Diplosoma* spaltet sich allerdings von dem rechten Magenschlauch noch die Kiemendarmanlage des Knospenthieres (sogenannter vorderer Kiemenschlauch) ab. Es findet sich also bei Diplosomiden und Didemniden das merkwürdige Verhalten, das auch bei jungen Pyrosomenknospen auftritt und dadurch gekennzeichnet ist, dass der ganze Hinterdarm anfänglich mit dem Kiemendarm in weiter Verbindung steht, und dass erst später das Intestinum von diesem sich abtrennt und in die linke Peribranchialhöhle resp. in die Cloake durchbricht.

4. Das Schwanzentoderm hat sich stets in der freischwimmenden Larve und zumeist bereits auf den letzten Embryonalstadien vom Kiemendarm vollkommen abgetrennt und verfällt bald der Rückbildung. Häufig verwandelt es sich zunächst in einen zwei- und dann einreihigen

Zellstreifen, und dieser erst löst sich in die einzelnen Elemente auf. Da, wo auf jüngeren Stadien das Schwanzentoderm zellenreicher war oder gar, wie bei *Distaplia* (vergl. Textfig. 161*B*, p. 770), eine Röhre bildete, scheint der Zerfall in die einzelnen Zellen einzutreten, ohne dass vorher eine einschichtige, ein- oder zweireihige Anordnung der Elemente eingetreten wäre. Die Rückbildung des caudalen Entoderms dürfte wohl meistens der der anderen Schwanzorgane vorangehen und in der freischwimmenden Larve häufig schon weit vorgeschritten sein. Frühere Autoren haben mehrfach Querschnitte durch den Ruderschwanz abgebildet, auf denen vom Entoderm nichts mehr zu erkennen ist. Das mag freilich zum Theil in ungenauen Beobachtungen seinen Grund haben, obwohl es in manchen Fällen allerdings so scheint, als ob in der That die Auflösung des Schwanzentoderms sich bereits vollzogen hätte. Diesen Eindruck machen z. B. die Abbildungen, die Della Valle (1881) vom *Distaplia*-Schwanz gegeben hat: eine Gruppe freier Zellen neben den breiten Muskelbändern scheint aus dem aufgelösten caudalen Entodermrohr herzustammen.

Ich muss an dieser Stelle die Beschreibung einer Aussackung der Kiemendarmanlage einfügen, die Salensky besonders deutlich bei *Didemnum* antraf und deren Schicksal an die Auflösung des Caudalentoderms erinnert. Auf ziemlich frühen Embryonalstadien schon fand Salensky am Hinterende des noch unentwickelten Vorderdarms, dicht neben der Chorda eine später sich vergrössernde Ausstülpung, die er Chordasack nannte (Fig. 1, Taf. XXX). Während alle anderen Abschnitte der Kiemendarmanlage in der Entwickelung weiter vorschreiten, soll der Chordasack, wie das Schwanzentoderm, einer Rückbildung anheimfallen. Zunächst zerfällt, und zwar schon bei älteren Embryonen, sein Hinterende in einzelne Zellen. Das Lumen schrumpft und der Zellsack ist in einen soliden, etwas gekrümmten Strang verwandelt, der von hinten nach vorn zu allmählich degenerirt und sich auflöst. In der freischwimmenden Larve ist er vollkommen rückgebildet.

In übereinstimmender Weise deuten eine Anzahl Forscher, namentlich Van Beneden und Julin und Salensky, das Schwanzentoderm als ein ursprünglich wohlausgebildetes, jetzt rudimentär gewordenes Darmrohr, und gerade das oben (p. 761) für *Distaplia* beschriebene Verhalten wurde als Beweis für diese Auffassung besonders angeführt. Daraus ergab sich für den Vergleich der Tunicaten mit dem *Amphioxus*, dass der gesammte Rumpfabschnitt dieses letzteren, vom zweiten Rumpfsegment angefangen (vergl. oben, p. 815), dem Ruderschwanz der Ascidienlarven gleichzusetzen sei. Bei den Vorfahrenformen der Tunicaten lag der After etwa dort, wo jetzt die hintere Schwanzspitze sich befindet. Der aufsteigende Ast der Darmschleife der Ascidien muss dann als eine Neubildung angesehen werden (Salensky).

Im Gegensatz hierzu vertritt Willey (1893) die Ansicht, dass der Ruderschwanz der Ascidienlarven wie der Appendicularien lediglich als

Locomotionsorgan aufzufassen und dem postanalen Leibesabschnitt des *Amphioxus* zu homologisiren sei. Der Darmcanal der Ascidien sei gleichwerthig dem gesammten Darmrohr des *Amphioxus*, und die Verwandlung des ursprünglich gerad gestreckten Canals in eine U-förmige Darmschleife sei eine Folge der festsitzenden Lebensweise.

f. Herz, Pericardium und Epicard.

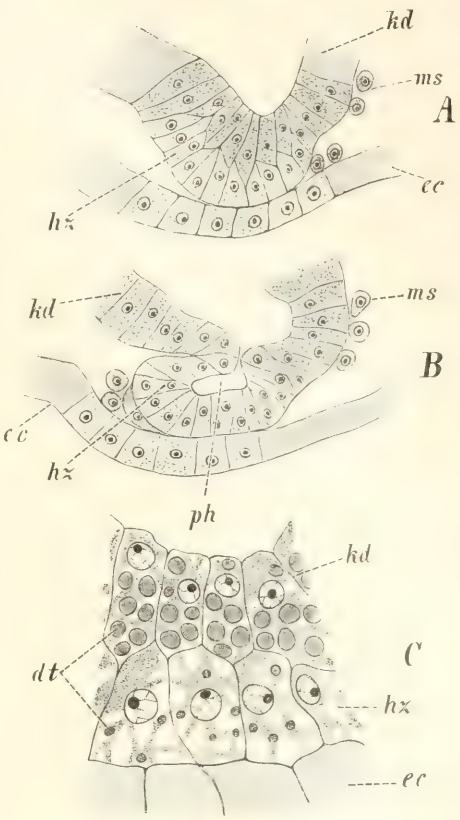
Die Bildung des Herzens beginnt stets während der Embryonalperiode, bald früher, bald später, und zwar steht sie in einer nicht zu verkennenden Abhängigkeit von der höheren oder niederen Ausbildungsstufe des Kiemendarms. Die freischwimmenden Larven der Monascidien, deren Kiemendarm in der Entwickelung noch wenig weit vorgeschritten ist, zeigen auch sehr primitive Stadien der Herzbildung (*Ciona*), während die Synascidienlarven mit mehreren Kiemenspaltenreihen Herz, Pericard und Epicard zwar noch wenig umfangreich, aber doch in allen Theilen bereits angelegt erkennen lassen. Die letzten Stadien, die in diesem Abschnitt behandelt sind, finden sich daher häufig erst in solchen Larven, die sich seit geraumer Zeit festgeheftet und den Ruderschwanz schon längst rückgebildet haben.

Schon 1895 konnte Salensky seine allgemeinen Betrachtungen über die Entwickelung des Ascidienherzens mit den Worten einleiten: „Es existirt im Leibe der Tunicaten kein anderes Organ, über dessen Entwickelung die Angaben einander so widersprechen, wie über das Pericardium und das Herz". Salensky selbst konnte wenig zur Aufklärung der Frage beitragen, ob die Herzanlage entodermalen oder mesodermalen Ursprungs ist; im Gegentheil müsste es nach ihm als ausgeschlossen erscheinen, dass der Vorgang bei allen Ascidien sich in einer übereinstimmenden Weise vollziehe, denn bei *Distaplia* und *Diplosoma* fand er eine mesodermale Entstehung des Herzens, bei *Didemnum* dagegen (p. 762) eine unzweideutig entodermale. Ich kann vorläufig nicht glauben, dass so bedeutende Unterschiede innerhalb der Ascidiengruppe vorkommen und nehme an, dass eine erneute eingehende Untersuchung überall einen entodermalen Ursprung der Herzanlage, wie er zuerst von Seeliger (1884) beschrieben wurde, erweisen werde. Seit Salensky ist eine weitere stattliche Reihe Beobachtungen veröffentlicht worden, die sich auf die Entwickelung des centralen Gefässapparates beziehen, und diese Vorgänge gehören jetzt sicher zu denen der Tunicatenembryologie, die am häufigsten behandelt worden sind. Wenn jetzt auch neue Controversen hervorgetreten sind, so darf andererseits doch auch der Fortschritt nicht verkannt werden, dass die neuesten Untersuchungen in übereinstimmender Weise gelehrt haben, dass die Herzanlage aus dem Entoderm des Kiemendarms entspringt. Allerdings erstrecken sich diese Beobachtungen erst auf eine sehr beschränkte Zahl Gattungen und Species (*Ciona*, *Styelopsis*, *Lithonephria*, *Distaplia*, *Clavelina*).

So wie ich oben (p. 506 u. fg.) im 10. Capitel die Darstellung des anatomischen Baues des centralen Gefässapparates und des Epicards vereinigt habe, behandle ich in diesem Abschnitt die Entwickelung dieser Organe, obwohl ihre Beziehungen durchaus nicht so innige sind, wie lange Zeit angenommen wurde. Die Untersuchungen von Van Beneden und Julin (1884) an *Clavelina* und dann die Julin's (1896, 1899), die sich auf mehrere Arten erstreckten, haben in erster Linie dazu Veranlassung gegeben, das Herz und Epicard aus einer gemeinsamen embryonalen Anlage abzuleiten und die Entstehung des centralen Gefässapparates als einen so complicirten Vorgang aufzufassen, wie er es in Wirklichkeit gar nicht ist. Da aber die Darstellung der belgischen Autoren als die allein zutreffende fast allgemein anerkannt war und erst in den letzten Jahren sich die Widersprüche erhoben haben, muss ich an dieser Stelle auch diese irrthümliche Auffassung erwähnen, und zwar um so mehr, weil alle neuesten Autoren sich mit ihr beschäftigen und sie zum Ausgangspunct ihrer Untersuchungen genommen haben. Einige Unklarheiten, die der ersten Beschreibung Van Beneden's und Julin's anhafteten, wurden später durch den letzteren behoben. Darnach sollten Herz und Epicard überall aus einer gemeinsamen paarigen Anlage hervorgehen. Bei *Clavelina* entstehen zuerst zwei solide Wucherungen des entodermalen Kiemendarmepithels (bourrelets procardiques), die rasch zu zwei cylindrischen Gebilden (cylindres procardiques) auswachsen. Diese höhlen sich aus und werden zu den Procardialröhren (tubes procardiques), bleiben aber durch solide Stränge mit dem Kiemendarm verbunden. Im Gegensatz dazu entstehen bei den Embryonen der *Distaplia* die Procardialröhren gleich als röhrenförmige Ausstülpungen der Kiemendarmwand. Die ausgehöhlten Abschnitte der Procardialröhren der *Clavelina*-Embryonen verschmelzen in der Medianebene zum unpaaren Pericardialsack, während die beiden soliden Stränge bald ebenfalls sich aushöhlen und als Epicardialröhren (tubes épicardiques) eine doppelte Communication zwischen dem Kiemendarm und dem Pericardialsack herstellen. Der Pericardialsack trennt sich aber bald vom Epicard ab. Bei *Distaplia* schnürt sich der ganze Pericardialsack von der rechten Procardialröhre ab, die dann als rechte Epicardialröhre zu bezeichnen ist, während sich das linke Procard, das diesen Namen eigentlich überhaupt nicht verdient, direct in das linke Epicard verwandelt und das Entoderm der Knospen bildet. Der abgeschnürte Pericardialsack, das primäre Pericardialbläschen, bildet sich überall in der gleichen Weise zu einem doppelwandigen Schlauch um, dessen Aussenwand das Pericardium, dessen Innenwand das Herz darstellt. Die beiden Epicardialröhren vereinigen sich fast bei allen Ascidien hinten auf einer weiten Strecke zu einem medianen Epicardialsack, während sie vorn getrennt bestehen bleiben. Die beiden vorderen Oeffnungen in den Kiemendarm können sich vollständig schliessen (*Distaplia*), oder sie bleiben zeitlebens erhalten (*Clavelina*).

Auch ich hatte früher (1884) angenommen, dass das Pericardialbläschen (primäres Herzbläschen) von dem Gebilde, das jetzt als Epicard bezeichnet wird, sich abschnüre. Meine Beobachtungen waren aber nur an Totalpräparaten ausgeführt worden, und als ich später vollkommene Schnittserien anfertigte, überzeugte ich mich bald, dass der Entwickelungsgang ganz anders verläuft, als es Van Beneden und Julin behaupteten. Als widerlegt dürfen die Angaben der belgischen Forscher über die Herzbildung der *Clavelina* und *Ciona* gelten, und eine Nachuntersuchung der andern Species wird vermuthlich zeigen, dass die wesentlichen Züge des Entwickelungsgangs überall die gleichen sind.

Fig. 169.



Drei Schnitte durch Herzanlagen der *Clavelina lepadiformis*. *A* = Querschnitt durch das vordere ventrale Ende eines jungen Stadiums. $^{396}/_{1}$. *B* = Zwei Schnitte weiter nach hinten und dorsal zu. *C* (nach Kuhn) = Querschnitt durch ein beträchtlich jüngeres Stadium; ein Stück daraus stärker vergrössert. $^{1335}/_{1}$. *dt* = Dotterkörperchen in den Zellen; *ec* = Ektodermepithel; *hz* = Anlage des primären Herzbläschens; *kd* = Kiemendarm; *ms* = Mesenchymzellen; *ph* = Spätere Pericardialhöhle.

1. Die erste Anlage von Herz und Pericard fand ich bei der *Clavelina* in Triest und Messina als eine ungefähr median gelegene unpaare Verdickung der hinteren ventralen Kiemendarmwand. Das Epithel ist an dieser Stelle zweischichtig, und die äusseren Zellen, die sich mit ihren inneren Enden zwischen die das Kiemendarmlumen begrenzenden einkeilen, zeichnen sich nach Carmin oder Hämatoxylinfärbung durch einen helleren Ton aus. Eine genauere Untersuchung ergiebt, dass sich in diesen Zellen ein lebhafterer Stoffwechsel vollzogen hat, und dass daher die embryonalen Dotterelemente im Plasma zum Theil bereits ganz verbraucht, zum Theil bedeutend kleiner geworden sind, während die Kerne häufig durch bedeutendere Grösse auffallen (Textfig. 169 *C*). In genau der gleichen Weise, wie es hier beschrieben wurde, fand neuerdings auch Kuhn (1903) die erste Herzanlage bei *Clavelina* und bei *Ciona*.

Demgegenüber stehen die Angaben Van Beneden's und Julin's, dass bei *Clavelina* die Anlage von allem Anfang an paarig sei und aus zwei getrennten Zellgruppen, einer rechts und einer links gelegenen, bestehe. Auch später noch, wenn die beiden Zellgruppen zu kleinen, geschlossenen, einschichtigen Bläschen sich verwandelt haben und median miteinander verwachsen sind, soll der paarige Ursprung deutlich erkennbar sein. Ob die Neapeler *Clavelina* in der That sich so eigenartig verhalten kann, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls ist es bemerkenswerth, dass auch Willey (1893) nur eine einfache Herzanlage antraf und die Angaben der belgischen Forscher nicht ohne Misstrauen betrachtete.

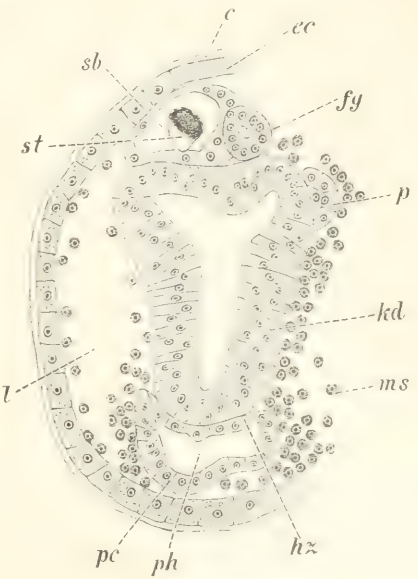
Bei Larven der *Ciona* sahen allerdings mehrere Beobachter (Willey, Selys-Longchamps) die jüngste Herzanlage, die sie zu Gesicht bekamen, als winzige paarige Bläschen (sogenannte Pericardialbläschen), die nur aus wenigen Zellen bestanden und ein sehr feines Lumen besassen. Während Selys die Herkunft der Bläschen als unaufgeklärt hinstellt und sich bestimmt weder für einen entodermalen noch mesodermalen Ursprung erklären kann, schliesst Willey aus dem Entwickelungsgang bei *Clavelina*, dass auch bei *Ciona* ursprünglich eine einheitliche unpaare Herzanlage vorhanden sein müsse, die sich erst nachträglich durch ein Doppelseptum in zwei Bläschen zerlege. In Wirklichkeit hat aber erst Kuhn die früheste Anlage beobachtet und sie genau so angetroffen wie bei *Clavelina*.

2. Auf dem zweiten Stadium vollzieht sich die Umbildung der einschichtigen oder soliden Anlage zum primären Herzbläschen oder Pericardialbläschen. Die ventral an der Hinterwand des Kiemendarms proliferirende Zellengruppe vergrössert sich rasch und buchtet sich knopf- oder wulstförmig ventral zu vor. Dabei bildet sie ein einschichtiges Bläschen mit zunächst winzig kleinem Lumen. Bei lebhafter Zellenwucherung kann auf einer kurzen Strecke in der Mitte der Anlage die ganze Kiemendarmwand in das primäre Herzbläschen sich ausstülpen, und die Folge ist dann, dass das Lumen des Bläschens an einer freilich nur sehr beschränkten Stelle mit der Kiemendarmhöhle in Verbindung steht (Textfig. 169 *B*). Es mag sehr wohl sein, dass diese Communication nicht überall auftritt; immerhin aber beweist sie, dass der Vorgang, der zur Bildung des primären Herzbläschens führt, als eine ursprüngliche Ausstülpung aufzufassen ist. Nach vorn und ventral zu flacht sich die Ausstülpung ab, und am äussersten Ende findet man genau das Verhalten, das auf jüngsten Stadien an allen Stellen anzutreffen war, nämlich: die Kiemendarmwand zweischichtig und die Zellen der äusseren Schicht, die sich in das Bläschen fortsetzen, eigenartig differenzirt (Textfig. 169 *A*).

Bei *Ciona* und *Clavelina* schnürt sich dann das Bläschen vom Kiemendarm ab, indem die Verbindungsöffnung sich schliesst; es bleibt aber der Kiemendarmwand dicht benachbart liegen und kann den zwischen dem

hinteren Ventralende des Kiemendarms und der Leibeswand sich ausbreitenden Theil der primären Leibeshöhle vollkommen ausfüllen, wenn das Lumen des Bläschens sich wesentlich ausgedehnt hat. Die Bläschenwand ist stets einschichtig und gestattet, zwei Theile zu unterscheiden. Die dem Kiemendarm benachbarte Wand ist ein wenig in das Bläschenlumen eingebuchtet und bildet weiterhin die Herzwandung; die der Leibeswand zugekehrte, äussere, ist convex gekrümmt und entwickelt sich zur Pericardialwand. Das Bläschenlumen stellt die Pericardialhöhle dar und ist von der primären Leibeshöhle vollkommen scharf abgegrenzt. Die Pericardialhöhle entstand, wie wir sahen, gewissermassen als eine Ausstülpung der Kiemendarmhöhle. Eine besondere Herzhöhle ist bis jetzt noch nicht entwickelt (Textfig. 170).

Fig. 170.



Sehr schräg geführter Querschnitt durch einen *Clavelina*-Embryo. Das primäre Herzbläschen ist vollständig vom Kiemendarm abgeschnürt. $^{267}/_{1}$.

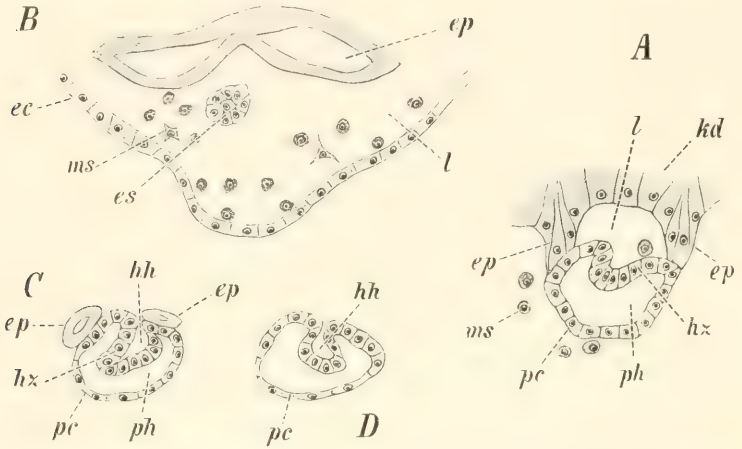
c = Cellulosemantelanlage; *cc* = Ektodermepithel; *fg* = Flimmergrube; *hz* = Herzwand des primären Bläschens; *kd* Kiemendarm; *l* = Primäre Leibeshöhle; *ms* = Mesenchymzellen; *p* = Peribranchialraum; das äusserste Ende ist durchschnitten; *pc* = Pericardialwand; *ph* = Pericardialhöhle; *sb* = Sinnesblase; *st* = Statolithenzelle.

3. Auf dem dritten Stadium verwandelt sich das primäre Herzbläschen in einen doppelwandigen Schlauch. Es scheint überall der dem Kiemendarm zugekehrte Theil der Bläschenwand zu sein, der sich in das Lumen einstülpt und zur Herzwand differenzirt. Diese bildet ganz nach Art eines typischen Muskelepithels eine Fibrillenschicht und zwar an der ursprünglich äusseren, der Leibeshöhle zugekehrten Seite, während die dem Hautepithel benachbarte Wand des Doppelschlauchs sich zum Pericard allmählich abflacht. Die Bildung einer von der Herzwand umschlossenen Herzhöhle kennzeichnet also diese dritte Entwickelungsstufe. Die Höhle erscheint zunächst als eine seichte, median und dorsal noch weit offene Rinne, die sich nur sehr unvollkommen von der allgemeinen primären Leibeshöhle abgrenzt (Textfig. 171*A*). Je mehr das Herzblatt sich einfaltet, um so grösser und schärfer gesondert wird die Herzhöhle, und wenn die beiden dorsalen Ränder, an denen die Herzwand in das Pericardium sich umschlägt, sich fast bis zur Berührung genähert haben, ist nur an den beiden Enden je eine Oeffnung des Herzschlauchs in die Leibeshöhle weit genug, um als ein vorderes und hinteres Ostium Blut und Blutzellen ein- und ausströmen zu lassen.

Textfig. 171 *C* u. *D* zeigen zwei Durchschnitte durch ein primäres Herzbläschen, das in der Umwandlung zum doppelwandigen Herzschlauch bereits ziemlich weit fortgeschritten ist.

Bei *Ciona* und vielleicht allen(?) Monascidien besteht auf diesem Stadium keine innige Verbindung mehr zwischen dem Kiemendarm und dem Herzpericardialschlauch, und die auf dem früheren Stadium aufgetretene Wucherung und Ausstülpung der Kiemendarmwand wurde ganz und völlig zum primären Herzbläschen. Julin (1899) hat zwar gerade

Fig. 171.



A = Sehr schräg geführter Querschnitt durch einen älteren Embryo einer *Clavelina*. $^{396}/_{1}$.
B, C, D = Drei Querschnitte durch die Herzregion einer freischwimmenden *Clavelina*-Larve. $^{267}/_{1}$.
ec = Ektodermepithel; *ep* = Die beiden Epicardialröhren; *es* = Endostylende; *hh* = Herzhöhle; *hz* = Herzwand; *kd* = Kiemendarm; *l* = Primäre Leibeshöhle; *ms* = Mesenchymzellen; *pc* = Pericardialwand; *ph* = Pericardialhöhle.

bei *Ciona* einen ganz andern Bildungsmodus beschrieben und das primäre Herzbläschen (vésicule péricardique) und das rechte Epicard von einem gemeinsamen rechten Procard abgeleitet; Selys-Longchamps und Kuhn haben aber diese Angaben widerlegt und nachgewiesen, dass es Procardialröhren bei *Ciona* überhaupt nicht giebt. Julin's paarige Procardialausstülpungen sind lediglich die Entodermausbuchtungen, die das hintere Kiemenspaltenpaar bilden. Die dem Epicard der andern Ascidien homologen paarigen Entodermbildungen erscheinen bei *Ciona* erst viel später, und zwar ganz unabhängig von Herz und Pericard, und umgrenzen den als Perivisceralhöhle bekannten Raum (vergl. oben, p. 569).

4. Entstehung des Epicards. Bei *Clavelina* und, wie ich annehmen muss, bei den meisten Synascidien, bei denen ein Epicard vorhanden ist, liegt dieses in der nächsten Nachbarschaft der Herzanlage und entsteht häufig ungefähr gleichzeitig, sei es etwas früher oder später, mit dem primären Herzbläschen. Das hatte seiner Zeit mich selbst

veranlasst (1884), das Herzbläschen der *Clavelina* von dem sogenannten Epicard sich abschnüren zu lassen, und Van Beneden und Julin, die einen ähnlichen Vorgang beobachtet zu haben glaubten, führten den Namen Procard für die gemeinsame Anlage von Herzbläschen und Epicard ein. So wie bei *Ciona*, giebt es aber auch bei *Clavelina* kein Procard, und das Epicard entsteht selbstständig und unabhängig vom primären Herzbläschen.

Die Hinterwand des Kiemendarms stülpt sich dicht neben der Herzanlage an zwei Stellen aus, um die beiden Epicardialröhren zu bilden. Die hinteren Blindenden dieser wachsen zunächst als solide Stränge weiter und legen sich dicht an das primäre Herzbläschen an, ohne aber mit ihm so innig zu verwachsen, dass die beiden Organe nicht jederzeit scharf voneinander sich unterscheiden liessen (Textfig. 171 *A*). Bald höhlen sich die Epicardialröhren, die rasch an Länge zunehmen, auch an ihren hinteren zipfelförmigen Enden aus, mit denen sie der Pericardialwand dorsal ziemlich dicht anliegen. Vorn sind die Epicardialröhren in der freischwimmenden Larve bereits ziemlich umfangreich, so dass sie sich median berühren; nach hinten zu verjüngen sie sich sehr beträchtlich, weichen auseinander und laufen eine jede in einen ausserordentlich feinen, blind geschlossenen Canal aus, dessen Lumendurchmesser nicht einmal die Dicke der Wand erreicht. Das Hinterende des Herzens liegt ein Stück weiter hinten als die Enden der Epicardialröhren (Textfig. 171 *B*, *C*, *D*). Erst in der festgesetzten Larve vereinigen sich die beiden bis dahin getrennten Epicardialröhren auf einer bestimmten Strecke zum medianen Epicardialsack. (Ueber die Homologisirung der Molguliden-Niere mit dem Epicard vergl. den späteren 7. Abschnitt.)

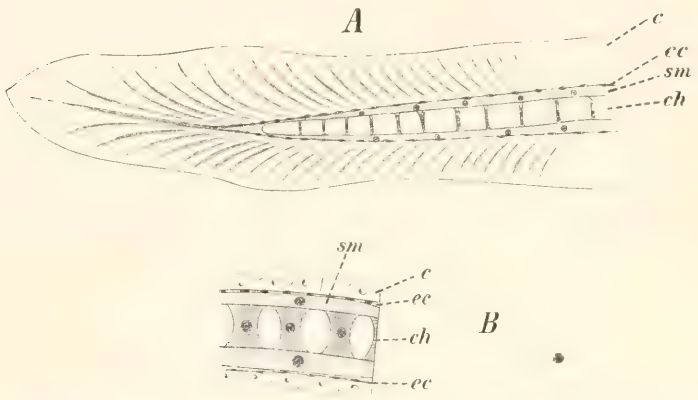
g. Die Chorda.

Wir haben im vorhergehenden Abschnitt (p. 769) die Entwickelung der Chorda bis zu dem Stadium verfolgt, auf welchem die Chordazellen zu einem medianen unpaaren Strang zusammengetreten sind. Im Querschnitt erscheint das Organ zunächst aus zwei, drei oder mehr Zellen zusammengesetzt. Bald aber verschieben sich die axial ineinander gekeilten Elemente derart, dass sie eine einzige geldrollenartige Reihe bilden, deren Querschnitt fast immer nahezu kreisförmig ist (Fig. 1 und 2, Taf. XXVIII, Fig. 1, Taf. XXX). Während der auf dem letzten Embryonalstadium erfolgenden Längsstreckung des Ruderschwanzes scheint die Zahl der Chordazellen zumeist gar nicht oder nur unerheblich zuzunehmen, und daher erhalten die Zellen, die zuerst ziemlich dünne Platten darstellten, eine oft ansehnlich lange Cylinderform (Fig. 3, Taf. XXVIII).

Zuerst reihen sich die protoplasmatischen Zellkörper dicht aneinander und berühren sich mit den ganzen kreisförmigen Endflächen, so dass die ganze Chorda durchaus gleichartig erscheint. Dann aber treten zwischen den Zellen sehr feine, winzige Lückenräume auf, Vacuolen, die eine homogene, vom Plasma ausgeschiedene Substanz enthalten. Diese

zwischen den Zellen gelegenen Vacuolen vergrössern sich rasch, nehmen die Gestalt biconvexer Linsen an und reichen durch die ganze Dicke der Chorda hindurch. Die protoplasmatischen Zellkörper erscheinen daher wie dicke biconcave Linsen und färben sich viel stärker als die Zwischensubstanz, die fast ganz ungefärbt bleibt (Textfig. 172 *B*). Ueber die Natur dieser letzteren vermag ich nichts Bestimmtes auszusagen. Die Substanz scheint zwar zunächst ziemlich dünnflüssig zu sein, dürfte sich

Fig. 172.



A = Schwanzende einer Larve von *Perophora Listeri*. $^{175}/_{1}$. *B* = Optischer lateraler Längsschnitt durch ein Stück des Ruderschwanzes eines *Clavelina*-Embryos. $^{250}/_{1}$.
c = Cellulosemantel; *ch* = Chorda; *ec* = Ektodermepithel; *sm* = Schwanzmuskelzellen.

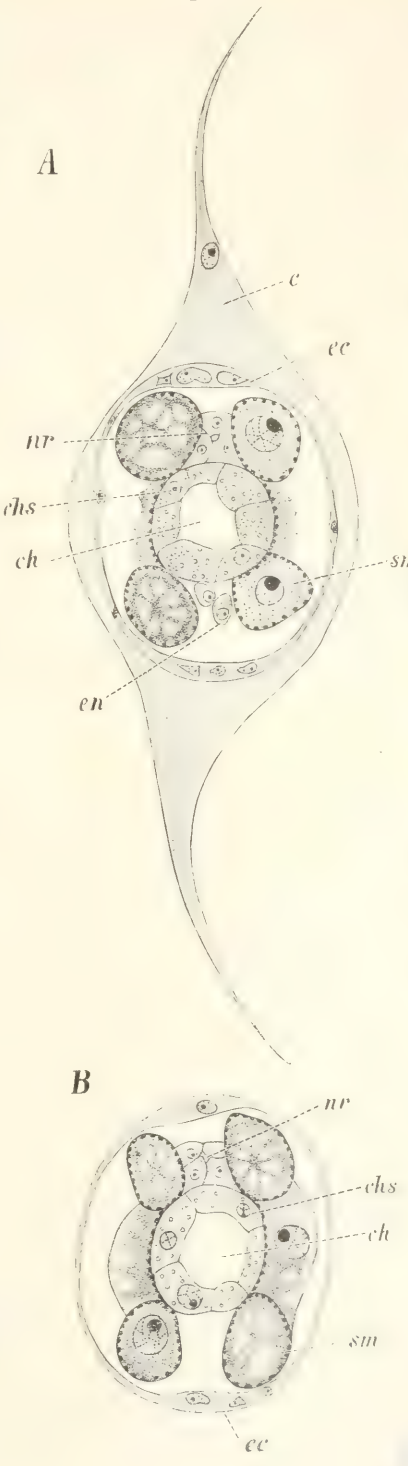
aber später noch stark verändern, da sie dann die elastische Grundsubstanz der Chorda darstellt. Die Chordazellen erinnern auf diesem Stadium an das Bild, das eine biconcave Fischwirbelreihe zeigt.

Im Folgenden nimmt die Zwischensubstanz rasch an Umfang zu, während die protoplasmatischen Zellkörper mit ihren Kernen immer mehr schwinden und zu feinen Blättchen werden, die von Stelle zu Stelle regelmässig die Chorda quer durchsetzen (Textfig. 172 *A*). Schon früher hat die Chorda an ihrer gesammten Oberfläche eine ziemlich feste Membran, die Chordamembran, ausgeschieden, und auch an dieser bleiben bei manchen Larven Reste der Plasmakörper bestehen, um eine Art Chordascheide darzustellen. Das Wachsthum der Zwischensubstanz erfolgt auf Kosten der protoplasmatischen Zellkörper, und es scheinen dabei Dotterelemente, die sich in diesen letzteren angehäuft finden, eine Rolle zu spielen. Bei manchen Ascidien (*Clavelina*) schliesst die Chordaentwickelung mit dem Stadium ab, in welchem die plasmatischen Zellkörper mit ihren Kernen als dünne Scheiben zwischen der homogenen Chordasubstanz wie Quersepta erscheinen, und die Chordaaxe ist niemals von einem einheitlichen elastischen Stab gebildet.

Etwas anders vollzieht sich aber die Umwandlung des Chordazellstrangs bei vielen Monascidienlarven. Wie schon Kowalevsky und Kupffer für *Phallusia* und *Ciona* festgestellt haben, können alle protoplasmatischen Zellkörper und Kerne der Chordaelemente durch die homogene Chordasubstanz peripher zu verschoben werden. Während diese ganz gleichmässig wie ein homogener Stab die Chordaaxe einnimmt, bilden die Zellen eine periphere, kernhaltige Chordascheide. Bei *Phallusia* und *Ciona* sind die Zellen der Scheide sehr flach, und die Kerne liegen in ansehnlich weiten Abständen voneinander. Bei *Molgula nana* aber sind sie viel gedrungener, nahezu polyedrisch oder ganz kurz cylindrisch gestaltet, und man findet daher auf einem Querschnitt die Chordascheide aus einer grösseren Zahl Zellen zusammengesetzt (Textfig. 173 *A*, *B*). Hier scheint auf den letzten Embryonalstadien — im Gegensatz zu *Clavelina* — noch eine späte Kern- und Zellvermehrung einzutreten, die es gestattet, dass die Chordascheide das geschilderte Aussehen annimmt.

Ueber die Beschaffenheit der homogenen Chordasubstanz vermag ich, wie ich schon oben angedeutet habe, aus eigener Kenntniss wenig auszusagen. Ob sie in der That überall eine feste elastische Masse darstellt, die, wie Kupffer bemerkt, der Knorpel-

Fig 173.



Querschnitte durch die Ruderschwänze von zwei alten Embryonen der *Molgula nana*. (Nach Heinemann.) Circa $^{700}/_{1}$. *c* = Aeusserer Cellulosemantel; *ch* = Homogene axiale Chordasubstanz; *chs* = Chordascheide; *ec* = Ektodermepithel; *en* = Schwanzentodermzellen; *nr* = Nervenrohr; *sm* = Schwanzmuskelzellen.

grundsubstanz sehr ähnlich ist, mag dahingestellt bleiben. Krohn und Metschnikoff nehmen an, dass die Chordascheide mit Flüssigkeit erfüllt sei, und ich halte es nicht für unwahrscheinlich, dass zuweilen der helle Axialstrang ziemlich weich, gallertartig oder zähflüssig sein könnte.

h. Die Schwanzmusculatur.

Schon auf dem vorhergehenden Stadium fanden wir in jüngeren Embryonen (p. 771 fg.) die Schwanzmusculatur als zwei seitliche Zellbänder oder -streifen angelegt, die rechts und links von der Chorda im hinteren Leibesabschnitt verliefen. Die Zellplatten erwiesen sich als einschichtig; nur bei *Distaplia* (vgl. Textfig. 161, p. 770) lagen die Elemente in zwei und stellenweise in drei Schichten übereinander. Später, während der letzten Embryonalzeit, müssen sie sich aber auch hier zur Bildung eines einschichtigen Epithels verschieben, denn Della Valle fand bei der freischwimmenden Larve die Schwanzmuskelzellen in einer Schicht angeordnet.

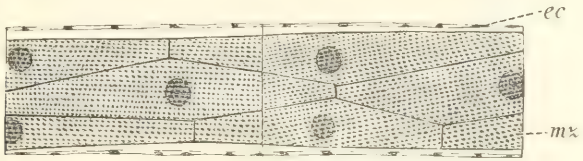
Im Allgemeinen sind also die Veränderungen, die die Anlage der Schwanzmusculatur während der letzten Embryonalperiode und in der freischwimmenden Larve erfährt, nur unbedeutend und im Wesentlichen histologischer Art. Die Verschiebung der Zellen erfolgt fast überall so, dass in jedem Muskelband drei nebeneinander laufende Zellreihen vorhanden sind. Dass gelegentlich eine grössere Zahl vorkommt, ist oben (p. 772) bereits erwähnt worden. Hier sei nochmals darauf hingewiesen, dass Lahille bei *Parascidium* (*Fragarium*) *elegans* jedes Muskelband acht Zellen breit fand, während Della Valle bei *Distaplia*-Larven sogar gelegentlich mehr als drei Dutzend Zellen auf einem Querschnitt durch das Schwanzmuskelband zählte. Diese grosse Zahl erklärt sich aus den vielen, in mehreren Schichten angehäuften Zellen der jüngeren, embryonalen Stadien, so dass auch hier, wie überall, während der letzten Embryonalzeit kaum noch Theilungen und Vermehrungen der Schwanzmuskelzellen in erheblichem Masse eintreten werden.

Dagegen verändern sich die Form und der feinere histologische Bau der Zellen in erheblicher Weise. Es scheint, dass in der freischwimmenden Larve überall die Elemente der Muskelplatten eine mehr oder minder ausgeprägt spindelförmige Gestalt angenommen und mit ihren Längsaxen sich parallel zur Hauptaxe des Ruderschwanzes eingestellt haben. Die verjüngten Enden schieben sich zwischen einander ein, so dass das Hinterende jeder Zelle von den Vorderenden der hinteren Zellen, das Vorderende von den Hinterenden der beiden vorderen umfasst wird. Doch erfährt dieses Verhalten an verschiedenen Stellen gelegentliche Störungen. Häufig erscheinen die Spindelzellen vorn und hinten nicht spitz endigend, sondern scharf abgeschnitten, so dass bei Flächenansicht sehr lang ausgezogene sechseckige Figuren zu sehen sind. Die zu jeder Reihe gehörenden Zellen berühren sich mit den kleinsten

Flächen, die Zellen der benachbarten Reihe mit den breiten Seiten. Daraus ergiebt sich die in Textfigur 174 gezeichnete Anordnung der Elemente in den drei Zellen breiten Muskelplatten. Die Abbildung ist ohne Weiteres verständlich und bedarf keiner weiteren Erläuterung. Doch wird man auch bei *Clavelina*-Larven, bei denen diese Zellgruppirung vielleicht ganz besonders hervortritt, niemals grössere oder kleinere Störungen vermissen, weil die benachbarten Zellen nicht immer in der Form und Grösse sich vollständig gleichen.

Ganz anders sah Reichert die Muskelzellen im Larvenschwanz des *Botryllus violaceus* geformt und angeordnet. Die einzelnen Elemente sollten nahezu würfelförmig oder pflastersteinförmig gestaltet und ziemlich genau und regelmässig in Längs- und Querreihen gestellt sein. Man wird aber auf diese Angaben umso weniger Werth legen dürfen, als sie mit den späteren Untersuchungen Pizon's nicht übereinstimmen.

Fig. 174.



Schwanzmusculatur einer freischwimmenden *Clavelina*-Larve in Flächenansicht. Circa $^{400}/_{1}$. Die Abbildung ist durch einen Strich in zwei Theile getheilt. Die rechte Hälfte zeigt bei hoher Einstellung des Tubus den Fibrillenverlauf an der äusseren Seite des Muskelbandes, die linke bei tiefer Einstellung die der Chorda benachbarten Fibrillen.
ec = Ektodermepithel; *mz* = Muskelzellen.

Wenn auch die Zellen der Schwanzmuskelplatten schon ziemlich früh gegenüber den benachbarten Gewebselementen auffallen, so scheinen doch die Muskelfibrillen, die ihre Function bedingen, erst ziemlich spät ausgeschieden zu werden. Darüber, dass die Fibrillen in der Längsrichtung des Muskelbandes verlaufen, stimmen alle Angaben überein. Doch herrschen im Einzelnen Controversen, die mir wichtig genug zu sein scheinen, um hier bemerkt zu werden. Ich fand, dass bei *Clavelina*-Embryonen die Fibrillen nur an der Oberfläche des gesammten Muskelstreifens jeder Seite ausgeschieden werden, so dass gleichsam ein Fibrillenschlauch entsteht, der die sarkoplasmatischen Theile aller drei Zellreihen umschliesst (Fig. 5, Taf. XXVIII); zwischen den Zellen der mittleren und denen der dorsalen und ventralen Reihe habe ich, solange das Muskelband noch völlig intact war, keine Fibrillen angetroffen. Van Beneden und Julin sahen dagegen jede einzelne Muskelzelle an ihrem ganzen Längsumfang von Fibrillen bedeckt, und in einer ähnlichen Weise zeichnen es Lahille und Della Valle bei den Larven mehrerer anderen Synascidien. Dieses letztere Verhalten sah ich auf einem späteren Stadium dann ein-

treten, wenn die Muskelzellen, in Vorbereitung auf den nach der Festsetzung der Larve erfolgenden Zerfall der Muskelplatten, sich mehr zu isoliren beginnen. Solange das noch nicht der Fall ist, bilden die Fibrillen auf jeder Seite des Ruderschwanzes im Wesentlichen zwei übereinander liegende Schichten, die dorsal und ventral in einander übergehen. Interessant ist, dass, wie zuerst Seeliger nachgewiesen und Herr Heinemann im Rostocker Zool. Institut neuerdings bestätigt hat, die Fibrillen der äusseren und die der tieferen Schicht nicht genau parallel verlaufen, sondern sich unter spitzem Winkel kreuzen. Die oberen Fibrillen sind im Allgemeinen der einen, die unteren Fibrillen der anderen dorsalen oder ventralen Seite der sechseckig erscheinenden Muskelzellen parallel gerichtet. Bei allen freischwimmenden Larven sind die Muskelfibrillen in mehr oder minder deutlich hervortretender Weise quergestreift (Textfig. 174).

Sehr merkwürdig verhalten sich die Muskelbänder der Embryonen und Larven von *Molgula nana*. Bei dieser nordischen Ascidie entwickeln sich die Embryonen in einem als Brutraum functionirenden Abschnitt der Peribranchialräume, in dem man auch zu bestimmten Zeiten freischwimmende Larven antreffen kann. Die Muskelbänder setzen sich aus drei Zellreihen zusammen, von denen die mittlere sich dadurch auffallend unterscheidet, dass sie nur an der inneren Seite neben der Chorda quergestreifte Fibrillen bildet; die dorsalen und ventralen Muskelzellen aber scheiden allseitig die contractilen Fäserchen aus (Textfig. 173). In jungen Embryonen besitzen die Zellen der mittleren Reihe sowie die der beiden andern noch einen ansehnlichen sarkoplasmatischen Zellkörper, der einen grossen Kern führt und die Fibrillenschicht bedeckt. In ganz alten Embryonen und Larven sind die Kerne und sarkoplasmatische Substanz in der mittleren Zellreihe stark rückgebildet, und über den Fibrillen liegt hier nur noch eine dünne Protoplasmaschicht (Textfig. 173*A*). Man wird nicht fehl gehen, wenn man diese unvollkommene Ausbildung der Schwanzmuskelplatten als eine beginnende Rückbildung des larvalen Ruderorgans deutet. In der Entwickelung anderer *Molgula*-Arten tritt bekanntlich eine geschwänzte Larve überhaupt nicht mehr auf, weil bei ihnen die Rückbildung viel weiter vorgeschritten ist und sich nicht nur auf die zwei äusseren Fibrillenschichten zweier bestimmten Muskelzellreihen, sondern auf das gesammte Ruderorgan erstreckt.

i. Das Mesenchym.

Während das Mesoderm im hinteren Embryonalabschnitt völlig bei der Bildung der beiden Schwanzmuskelbänder aufgebraucht wird und daher hier durchaus epithelialen Charakter zeigt, stellt es im vorderen Theil ein typisches Mesenchym dar, dessen Zellen sich nirgends zu Epithelien zusammenfügen. Wie im vorhergehenden Abschnitt beschrieben wurde, entsteht das Mesenchym aus den Vorderabschnitten der beiden

seitlichen Mesodermstreifen und aus dem prägastralen Entoderm, wo dieses überhaupt vorhanden ist (vergl. p. 770).

Während der letzten Embryonalzeit und in der freischwimmenden Larve hat das Mesenchym nur wenig Bedeutung. Es bildet ein spärliches Bindegewebe und rundliche und amöboide Zellen, die man als Blutzellen in und mit dem Flüssigkeitsstrom sich fortbewegen sieht, natürlich nur in solchen Larven, deren Herz ein vorgeschrittenes Stadium der Ausbildung zeigt. In den freischwimmenden Larven mancher Ascidien (*Clavelina*) haben sich bereits eine Anzahl Mesenchymzellen zu Muskelzellen differenzirt. Diese bilden Reihen, die in der Längsrichtung des Rumpfabschnitts verlaufen und die ersten Andeutungen der Längsstränge der Leibesmusculatur darstellen. Zunächst sind die Muskelzüge sehr zart und dünn und bestehen nur aus einer Reihe hintereinander gelegenen Zellen. Wohl nur ganz ausnahmsweise entwickelt sich die Musculatur schon in freischwimmenden Larven über dieses Stadium hinaus. So besteht z. B. bei *Distaplia*-Larven die Musculatur bereits aus sehr zahlreichen, in verschiedenen Richtungen hinziehenden Faserzügen.

6. Die Festsetzung der Larve und Rückbildung des Ruderschwanzes.

(Die regressive Metamorphose.)

Nachdem der Embryo den Follikel gesprengt hat, führt er eine Zeit lang als geschwänzte Larve eine freischwimmende Lebensweise. Es scheint, dass Darwin zuerst diese Larven beobachtet hat, wenngleich seine Veröffentlichung erst aus viel späterer Zeit stammt. Im ersten Band „Die Abstammung des Menschen" (übersetzt von Carus 1875, p. 208) schreibt Darwin: „Ich habe die Genugthuung gehabt, auf den Falkland-Inseln im April 1833 und daher mehrere Jahre vor irgend einem anderen Naturforscher die locomotiven Larven einer zusammengesetzten Ascidie gesehen zu haben, welche mit *Synoicum* nahe verwandt, aber, wie es scheint, doch generisch von ihm verschieden war." „Auf einer früheren Entwickelungsstufe war der Schwanz dicht um den Kopf der Larve gewickelt." Diese letzten bereits geschwänzten Embryonalstadien hatte allerdings früher bereits Savigny (1816) bei *Clavelina* und *Botryllus* aufgefunden und recht gut abgebildet. Die ersten Beschreibungen der geschwänzten Ascidienlarven lieferte aber erst Milne-Edwards (1842), und seine Darstellungen sind von zahlreichen Abbildungen begleitet. Bei den damaligen Untersuchungsmethoden sind ihm aber selbst die gröberen anatomischen Verhältnisse entgangen. So konnten erst fast ein Vierteljahrhundert später Kowalewsky's Entdeckungen am Embryo und an der Larve der Ascidien das allgemeinste zoologische Interesse erregen, und alle neueren Untersuchungen der Ascidienentwickelung nehmen die Arbeiten Kowalewsky's zum Ausgangspunct.

Die geschwänzte Larve erhält sich bald längere, bald kürzere Zeit freischwimmend, und diese Unterschiede beziehen sich nicht nur auf verschiedene Arten und Gattungen, sondern in genau dem gleichen Masse auch auf die Larven einer Species und selbst ein und derselben Zucht. Aehnlich wie Castle habe auch ich bei *Ciona* beobachtet, dass die Larven zuweilen schon am ersten Tage, meist am Beginn des zweiten und manchmal erst nach mehreren sich festsetzten. Allerdings ist es mir zweifelhaft, ob die Thiere, die solange Zeit freischwärmten, überhaupt noch zu einer normalen Weiterentwickelung befähigt sind. Jedenfalls kommt es häufig vor, dass die geschwänzten Larven nach mehreren Tagen erschöpft auf den Boden des Gefässes sinken, hier zu Grunde gehen und allmählich zerfallen. Die Larven die sich in Bruträumen des Elternthieres entwickelt und eine vollkommenere Ausbildungsstufe namentlich des Kiemendarms und Herzens erreicht haben, scheinen durchweg nur eine sehr kurze Zeit frei umherzuschwimmen. Wiederholt habe ich bemerkt, dass z. B. *Clavelina*-Larven, die aus dem Peribranchialraum herauspräparirt worden waren, nur wenige Centimeter weit schwammen und dann sofort sich dauernd festhefteten. Andere freilich schwärmten vor der Befestigung Stunden lang umher. Die wohlausgebildeten Sinnesorgane und Schwanzmusculatur beweisen, dass die Larven ursprünglich sicher an eine längere Zeit währende freischwimmende Lebensweise angepasst waren, und dass diese da und dort erst nachträglich eine Verkürzung erfahren hat. Diese Tendenz, die Periode des freien Larvenlebens zu verkürzen, führt in manchen Fällen zu dessen vollständiger Unterdrückung. Schon im Jahre 1882 hatte ich beobachtet, dass hin und wieder in den Peribranchialräumen der *Clavelina* neben alten Embryonen von normalem Aussehen andere Larven sassen, die sich ganz abweichend gestaltet erwiesen. Im bedeutend vergrösserten, von einem verhältnissmässig dicken Cellulosemantel umhüllten Rumpfabschnitt waren, wie normaler Weise bei festsitzenden Larven, Sinnesblase und Sinnesorgane rückgebildet, im Kiemendarm jederseits zwei Spaltenreihen zum Durchbruch gelangt; der Schwanzabschnitt war aber noch nicht eingezogen oder gar rückgebildet, sondern ragte noch aus dem dorsalen Hinterende weit hervor (Fig. 7, Taf. XXVIII). Andererseits fanden sich auch Larven noch in den Follikeln eingeschlossen, obwohl der Schwanzabschnitt bereits in Rückbildung eingetreten war. Es konnte in diesen Fällen kein Zweifel sein, dass hier das Ruderorgan niemals in Thätigkeit trat und eine freischwimmende Lebensweise auf keinem Stadium der Entwickelung bestand. Bei zunehmender Vergrösserung des Larvenkörpers wird schliesslich freilich die Follikelhülle gesprengt werden müssen, aber die Larve wird nach Schwund des Schwanzorgans nicht im Stande sein, selbstständig die Peribranchialräume zu verlassen und wird sich an deren Wandungen festheften müssen. Wahrscheinlich dürfte auch die in Fig. 7 (Taf. XXVIII) abgebildete Larve aus einem solchen Embryo hervorgegangen sein, der sich nicht rechtzeitig aus dem Follikel zu befreien vermocht hatte. Als dieser endlich bei der

weiteren Vergrösserung des Rumpfes gesprengt wurde, reichte die Kraft des Ruderschwanzes, der auffallender Weise sich erhalten hatte, nicht mehr aus, um das Ausschwärmen des jungen Thieres zu ermöglichen, und daher erfolgte die Festsetzung an der Peribranchialwand resp. an einem Trabekel.

Auch bei Eiern, die sich im freien Wasser furchen und entwickeln, kommt es zuweilen vor, dass der geschwänzte Embryo den Follikel nicht durchreissen kann, und dass dennoch die Metamorphose sich vollzieht. Es fällt daher das freischwimmende Larvenstadium hier völlig aus. Das hat auch Castle gelegentlich bei *Ciona intestinalis* beobachtet, und bei *Molgula Manhattensis* soll das die Regel sein, denn nur ausnahmsweise schlüpfen freischwimmende Larven bei dieser Ascidie aus (Castle). Für die Ausbreitung der Art kommt aber das Fehlen eines freibeweglichen Larvenstadiums hier weniger in Betracht, weil schon die im Meere flottirenden Eier und Embryonen durch Strömungen und Wellen nach den verschiedensten Richtungen hingetragen werden. Allerdings geschieht in diesen Fällen die Ausbreitung der Keime völlig plan- und ziellos, und wo die Eier zufällig gerade niederfallen, bildet sich dann die Ascidie aus, wenn die äusseren Bedingungen an dieser Stelle günstig sind. Die freischwimmende und zwar willkürlich sich bewegende, mit Sinnesorganen ausgestattete Larve wird dagegen in der Lage sein, gewisse für die Festsetzung ungeeignete Orte zu vermeiden. Ich denke natürlich nicht daran, der Larve die Fähigkeit zuzuschreiben, zu überlegen, ob diese oder jene Stelle für die Befestigung vortheilhafter ist oder nicht, aber es lässt sich auch so ganz leicht verstehen, dass die Larve gerade die Orte zur Festsetzung findet, die besonders geeignet sind. Von grosser Bedeutung ist dabei sicher die hohe Lichtempfindlichkeit der Larve, die durch das Vorhandensein des Larvenauges bedingt ist. Castle unterscheidet positiv (*Botryllus*) und negativ phototactische (*Ciona, Amaroucium*) Larven, die entweder das Tageslicht aufsuchen oder fliehen. Obwohl bisher rationelle, darauf gerichtete Untersuchungen an Ascidien so gut wie ganz fehlen, dürfen wir doch als wahrscheinlich annehmen, dass die Larven bestimmter Spezies eine bestimmte Lichtstärke bevorzugen und dieser zustreben. Die auf ein helles Licht abgestimmten Larven werden daher im ganz seichten Wasser sich aufhalten und auch festsetzen, während die Larven, die „negativ phototactisch" sind, die tieferen Schichten aufsuchen müssen. Individuelle Verschiedenheiten werden hierbei einen weiten Spielraum bieten, und dass sie in der That vorhanden sind ergiebt ein Vergleich meiner Beobachtungen mit denen Castle's. Dieser Forscher fand, dass an der amerikanischen Küste des Atlantis (Narragansett Bucht) die *Ciona*larven als „negativ phototactisch" in der Tiefe, die *Botryllus*larven als „positiv phototactisch" im seichten Wasser sich aufhalten. Ich hatte vor Jahren im Triester Hafen lange vergeblich nach winzigen *Botryllus*-Stöckchen gesucht, bis ich sie — natürlich nur während und unmittelbar nach der

Zeit der Geschlechtsreife — am Cellulosemantel der *Ciona* festgeheftet überall antraf. Es besteht also bei Triest kein Gegensatz im Verhalten der beiden Larvenarten zum Licht.

Nur diejenigen Larven, die mehrere Tage freischwimmend verharren, werden im Stande sein, weitere Strecken zu durchmessen und an weit entfernten Orten sich festzusetzen. Dabei wird die passive Fortbewegung durch Strömungen von grösserer Bedeutung sein als die active Eigenbewegung. Denn diese fand ich stets nur ziemlich unerheblich. Wie schon die älteren Autoren (Milne-Edwards) bemerkt haben, schwimmen die Ascidienlarven in einer an die Kaulquappen erinnernden Art und Weise. Aehnlich wie die Appendicularien, durchmessen sie in einem Zuge nur kleine Strecken, um alsbald zu pausiren und dann wieder die Bewegung aufzunehmen. Die Larven verschiedener Ascidienarten unterscheiden sich zuweilen ziemlich auffällig in der Art des Schwimmens. Diese ist abhängig von der Länge und Breite des Ruderschwanzes und nicht minder von der Grösse und der Gestalt des Rumpfes. Wo dieser an Volumen ganz besonders überwiegt erfolgt die Bewegung mehr stoss- oder ruckweise und kann im Ganzen genommen nur als eine langsame bezeichnet werden. Ziemlich gewandt, an *Amphioxus*-Larven erinnernd, schwimmt die *Ciona*-Larve; rascher noch bewegt sich die völlig intacte Larve der *Clavelina*.

Die Larven, die sehr bald nach dem Verlassen des Follikels sich festsetzen, werden grössere Strecken nicht zu durchwandern vermögen. Im Allgemeinen gilt das für die Synascidien, deren Larven in der Regel auf einer sehr hohen Ausbildungsstufe die Follikelhülle sprengen. Da bei diesen Ascidien die Entwickelung des Embryos im Mutterthiere vor sich geht und daher eine Ausstreuung der Eier nicht stattfindet (vergl. oben p. 679 u. fg.), entwickeln sich die Tochterthiere fast immer in der nächsten Nähe der elterlichen. Das hat den Vortheil, dass ein günstiger Platz, an dem sich einmal einige Synascidien angesiedelt haben, nach Möglichkeit ausgenutzt und reich bevölkert werden kann. Im Gegensatz dazu werden die mit dem Plankton treibenden Eier der meisten Monascidien weithin ausgestreut und laufen leichter Gefahr, an so ungünstige Stellen zu gelangen, dass ihre Weiterentwickelung unmöglich wird.

Ich habe schon oben (p. 830) bemerkt, dass gelegentlich manche Larven der *Clavelina* die Peribranchialräume des Mutterthieres überhaupt nicht verlassen, sondern in diesen sich festsetzen und weiter bilden, und das wird gewiss bei Synascidien viel häufiger vorkommen, als es bisher beobachtet oder wenigstens beschrieben worden ist. So bemerkte ich ausnahmsweise festsitzende Larven in der gemeinsamen Cloakenhöhle eines Stockes der *Diplosoma Listeri*, und Lahille (1890) fand junge Larven, die ihre Metamorphose vollendet hatten, im Cellulosemantel der *Diplosomoides* (*Leptoclinum*) *Lacazei* stecken. Auch bei *Didemnum*arten scheint ein ähnliches Verhalten gelegentlich vorzukommen. In allen

Erklärung von Tafel XXXI.

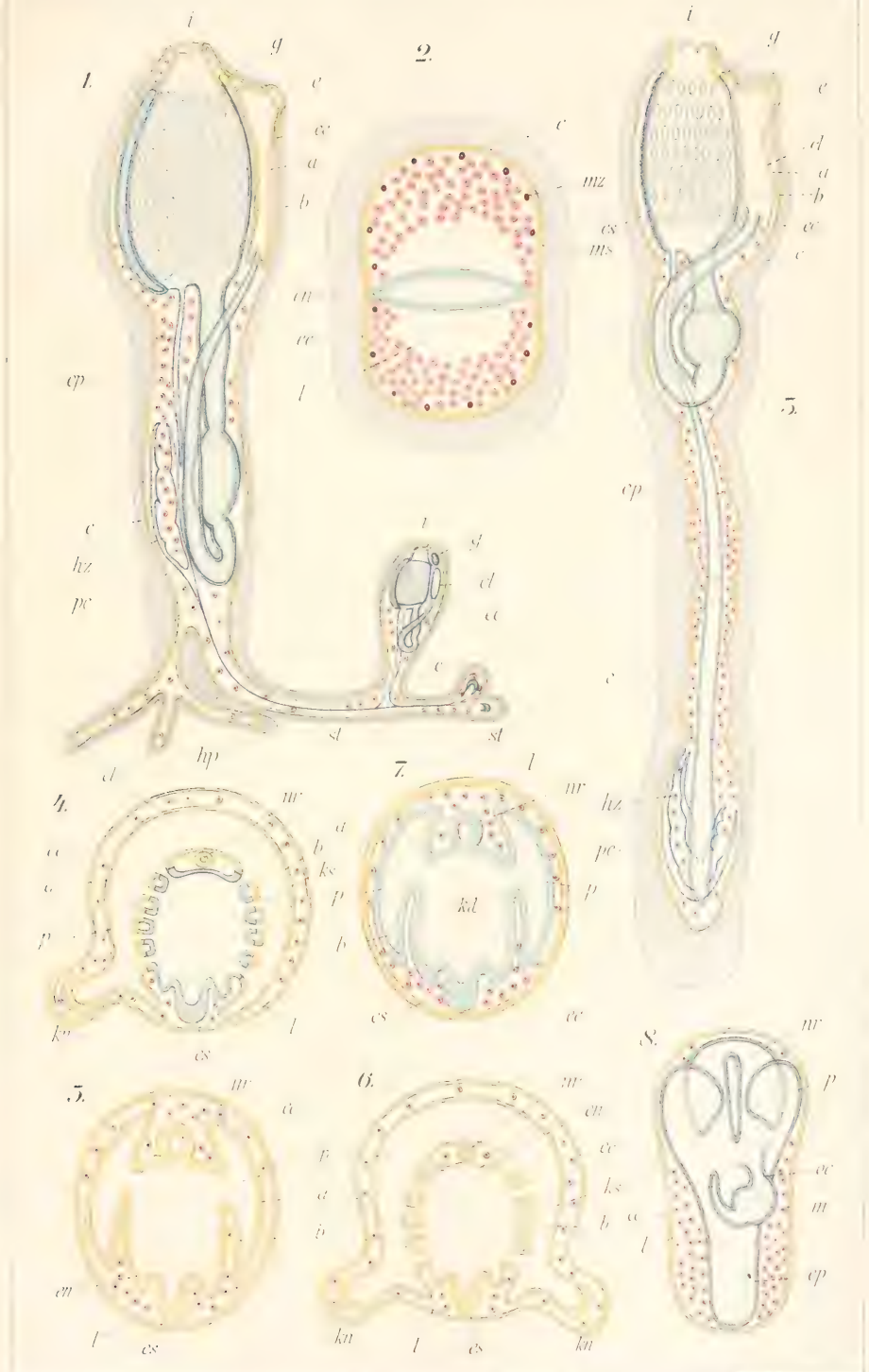
Ascidien.

Fig.

1. Schematische Darstellung der stolonialen Knospung (*Clavelina*); aus dem befruchteten Ei entstandenes Thier (Oozooit) mit Stolo und Knospen verschiedenen Alters.
2. Schematischer Durchschnitt durch ein in Theilung begriffenes Postabdomen einer Polyclinide oder durch einen Stolo.
3. Schematische Darstellung einer Polyclinide, die sich zur Theilung resp. Knospung anschickt.
4. Schematischer Durchschnitt durch ein die erste Knospe *(kn)* bildendes Oozooit von einer Botryllide. (Im Gegensatz zu Pizon ist angenommen, dass die Peribranchialwände ektodermal sind.)
5. Schematischer Durchschnitt durch ein vorgerücktes Stadium der ersten Knospe.
6. Schematische Darstellung einer folgenden, durch Knospung entstandenen Botrylliden-generation mit zwei paarig auftretenden Knospen *(kn)*.
7. Schematischer Durchschnitt durch eine ältere Knospe, die stolonial oder aus dem Oozooit einer Polyclinide entstanden ist.
8. Schematische Totaldarstellung einer ähnlichen Knospe, von der Dorsalseite aus gesehen.

In allen Figuren sind die drei Keimblätter mit verschiedenen Farbentönen gedeckt; gelb: das Ektoderm, blau: das Entoderm, roth: das Mesoderm.

Die Buchstabenbezeichnungen sind aus der der Tafel VII vorgedruckten Erklärung zu ersehen.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
i
g
e
ec
a
b
en
l
cp
c
hz
pc
st
hp
mz
cs
ms
cl
ks
p
kd
kn
m
oc

Erklärung von Tafel XXXII.

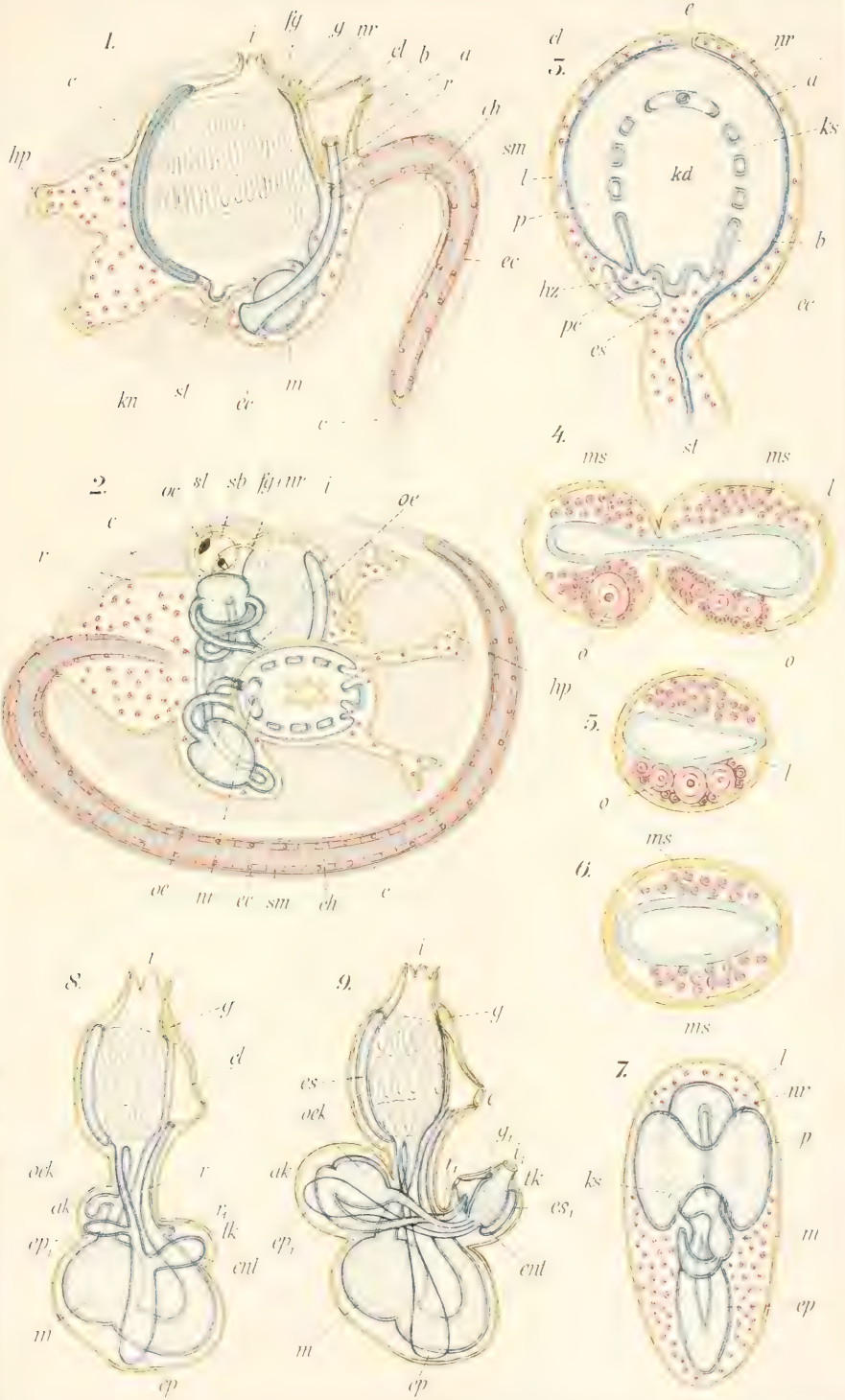
Ascidien.

Fig.

1. Schematische Darstellung einer geschwänzten Distomiden- (*Distaplia*-) Larve mit ventralen Knospen, die sich am Stolo prolifer (Epicard) ablösen.
2. Schematische Darstellung einer sog. Zwillingslarve einer Diplosomide. Das noch geschwänzte Oozooit trägt eine Sinnesblase; die Primärknospe ist sonst fast gleich weit entwickelt. Magen und Recta der beiden Thiere stehen durch je einen Verbindungsgang (einfach blau contourirt angedeutet) im Zusammenhang. (Unter Zugrundelegung der Darstellung Caullery's gezeichnet.)
3. Schematische Darstellung der Knospenbildung am Stolo prolifer einer *Perophora*.
4. Theilung einer dreiblätterigen, frei im Cellulosemantel liegenden Knospe aus einem geschlechtsreifem *Distaplia*-Stock. (Halbschematisch.)
5. Eine jüngere *Distaplia*-Knospe aus demselben Stock. (Halbschematisch.)
6. Eine von der geschwänzten Larve abgeschnürte *Distaplia*-Knospe. (Halbschematisch.)
7. Ein beträchtlich weiteres Knospenstadium einer Distomide. (Schematische Darstellung.)
8. u. 9. Schematische Darstellung der sog. ösophagealen Knospung der Didemniden und Diplosomiden. Es ist angenommen worden, dass ein aus dem Ei entstandenes Thier in die Knospenbildung eintritt. Die beiden aus dem Darm des Mutterthieres entstehenden Ausstülpungen und der aus diesen hervorgegangene Theil des Darmes der Knospe sind ganz mit schwachem blauem Ton gedeckt; der aus dem mütterlichen Epicard abstammende Theil des Tochterthieres ist nur scharf contourirt.

Farbenbedeutungen wie in Tafel XXXI. Ausser den der Tafel VII vorgedruckten Buchstabenbezeichnungen gelten noch die folgenden:

ak = Abdominalknospe.
ent = Entoderm der Thoracalknospe am Epicard.
kn = Knospe.
oek = Oesophagealausstülpung des Mutterthieres, die zum Magen, zu einem Theil des Intestinums und Oesophagus der Knospe wird.
st = Statolith.
tk = Thoracalknospe.
ep,, *es*,, *g*, und *i*, bedeuten Epicard, Endostyl, Ganglion und Ingestionsöffnung der Knospe.
r, ist die Rectalausstülpung des Mutterthieres und das Rectum der Knospe.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
kd
ks
ms
hp
sm
ec
kn
st
m
oe
ch
ep
ent
tk
ak
oek
es

diesen Fällen fügen sich dann diese einzelnen, aus befruchteten Eiern entstandenen Individuen (Oozooide) mehr oder minder innig zwischen die Knospenthiere (Blastozooide) ein und betheiligen sich an dem Aufbau des Ascidienstockes, zu dessen Vergrösserung sie weiterhin um so mehr beitragen, als sie später ja selbst mit der Knospenbildung beginnen. Aehnliche Beobachtungen sind auch noch bei manchen anderen Synascidien gemacht worden, und es wird auf diese noch später (vgl. Einleitung zum XV. Capitel) eingegangen werden müssen. In allen derartigen Stöcken lassen sich die verschiedenen Gruppen, die in letzter Instanz immer nur auf eine Larve zurückzuführen sind, nicht mehr auseinander halten, und der ganze Stock erscheint wie ein völlig einheitlicher Cormus. Ich habe oben (p. 175) zwischen einem wahren Cormus und Aggregationen unterschieden; die soeben angeführten Beispiele zeigen uns, dass es in gewissem Sinne auch Uebergangsformen zwischen diesen beiden Typen giebt. Nichtsdestoweniger wird an dieser Eintheilung festzuhalten sein.

Uebrigens giebt es auch Monascidien, deren Larven gelegentlich ihre Metamorphose ganz im Mutterthiere vollenden und nicht ausschwärmen. Das habe ich z. B. zuweilen bei *Styelopsis grossularia* und *Molgula nana* beobachtet, und bei *M. echinosiphonica* soll das nach Damas sogar gewöhnlich der Fall sein.

Die Festheftung der freischwimmenden Larve geschieht durch die Haftpapillen, die wir bereits oben (p. 780) als allgemein verbreitete Organe schon bei älteren Embryonen am Präorallobus angelegt fanden. Am vollendetsten ausgebildet sind die Papillen während der Zeit, in welcher die Befestigung der Larve vor sich geht. Im Embryo und in der freischwimmenden Larve findet man fast immer das Epithel der Papille von einer allerdings zumeist nur dünnen Schicht des äusseren Cellulosemantels bedeckt, und auch bei den eben festgesetzten Larven der *Clavelina*, *Ciona* u. a. habe ich es ähnlich gesehen, so dass die Bedeutung der Papille für die Festheftung nicht ohne Weiteres einleuchtet. Bei eben festgesetzten Larven eines *Botrylloides* konnte aber Pizon nachweisen, dass die Papille aus Drüsenzellen besteht, die die Celluloseschicht durchsetzen und an der Oberfläche ein schleimiges Secret absondern (Textfig. 175).

Fig. 175.

Längsschnitt durch eine Haftpapille einer eben festgesetzten Larve von *Botrylloides prostratum*. (Nach Pizon.) *c* = Aeusserer Cellulosemantel; *dr* = Drüsenzellen der Papille; *ec* = Ektodermepithel.

Ist einmal die Befestigung der Larve an einem bestimmten Gegenstand im Meer erfolgt, so scheinen die Papillen überall sich allmählich zurückzubilden. Höchstens verräth eine Verdickung des Epithels die ursprüngliche Papille.

Die freischwimmende Larve besitzt mehrere Papillen (p. 781), aber diese werden wohl kaum in der Mehrzahl der Fälle alle gleichzeitig dem Thier zur Befestigung dienen können. Häufig wird eine Papille hinreichen, wie das regelmässig bei *Ciona* der Fall ist; zwei Papillen bilden sich hier sehr rasch zurück, während die dritte, festgeheftete zwar auch das Endknöpfchen und die Borsten (p. 781) verliert, im Uebrigen aber sich erhält, verbreitert und abrundet (Kupffer). Die *Diplosoma*-, *Distaplia*-, *Didemnum*-Larven und manche andere scheinen sich aber mit allen drei saugnapfartigen Haftfortsätzen gleichzeitig zu befestigen; diese zerfallen jedoch ebenfalls sehr rasch, nachdem sie ihre Aufgabe erfüllt haben. Bei Larven, deren Schwanz noch nicht ganz eingezogen ist, haben die Saugnäpfe ihre in der Mitte des Bodens sich erhebenden Zapfen bereits verloren und sind zu einfachen, trichterförmigen Gebilden geworden; die Epithelwandungen dieser beginnen sich aufzulösen, indem zwischen den einzelnen Zellen Zwischenräume auftreten, die mit einer schleimigen Masse erfüllt sind. Diese Masse bildet die Kittsubstanz, die die Befestigung der Larve bewirkt, und Salensky ist der Ansicht, dass sie nicht eine Absonderung der Ektodermzellen darstellt, sondern das Product des Zerfalls der Zellkörper selbst ist. Einige Tage nach der Festheftung sind die Saugnäpfe vollständig geschwunden.

Da die Haftpapillen bei allen Ascidienlarven am ursprünglichen Präorallappen entstehen, geschieht die Festheftung mit dem vorderen Larvenende, und dieses muss weiterhin eine wesentliche Veränderung erfahren, wenn es zum festgehefteten hinteren Leibesende der ausgebildeten Ascidie allmählich sich ausbildet. Doch werden diese Vorgänge, die geraume Zeit nach der Festsetzung der Larve eintreten, erst im folgenden, siebenten Abschnitt dieses Capitels ihre Besprechung finden.

a. Die Rückbildungserscheinungen im Rumpfabschnitt.

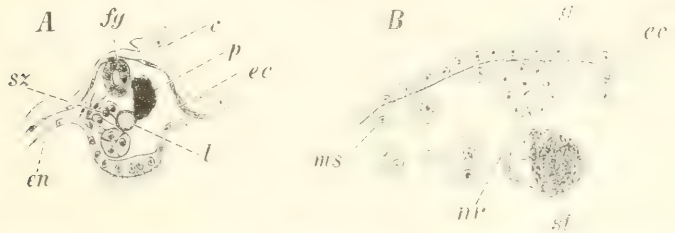
Da die regressive Metamorphose sich nicht auf die vegetativen Organe erstreckt, wird sie im Rumpfabschnitt der Larve, der zum grössten Theil vom Kiemendarm und Verdauungstractus erfüllt ist, viel weniger hervortreten als im Ruderschwanz.

Sieht man von den oben (p. 833) erwähnten Haftfortsätzen und Papillen ab, so erscheint die Rückbildung auf die Sinnesblase mit ihren Sinnesorganen und das Rumpfganglion beschränkt. Die Einzelheiten des Vorgangs sind bisher noch nicht in vollkommen befriedigender Weise festgestellt, aber es scheint mir, dass die erste Phase der Rückbildung dahin zielt, eine Auflösung der betreffenden Organe und Gewebe in die einzelnen zelligen Elemente herbeizuführen. Am deutlichsten lässt sich der Zerfall der Sinnesorgane verfolgen, weil deren Zellen so eigenartig beschaffen sind, dass sie sich längere Zeit neben und zwischen den normalen Mesenchymzellen der jungen Ascidie ziemlich leicht erkennen lassen.

Namentlich die Statolithenzelle tritt nach Auflösung der Sinnesblase als frei und isolirt in der primären Leibeshöhle liegende Zelle durch ihr Pigment scharf hervor (Textfig. 176 *B*), während die Sehzellen längere Zeit zu Gruppen vereinigt bleiben (*A*). Ziemlich bald scheint sich überall das Pigment des Auges von den Retinaelementen abzulösen.

Zunächst bleiben Seh- und Statolithenpigment in der nächsten Nachbarschaft der Flimmergrube liegen (Fig. 6, 7, 8, Taf. XXVIII); später werden sie vom Blutstrom ergriffen und in den hinteren Körpertheil transportirt, während sie in zahlreiche winzige Körnchen zerfallen. Ob diese schliesslich ganz aufgelöst werden, ist mir noch immer sehr zweifelhaft. Jedenfalls tritt zuweilen gleichzeitig mit dem Zerfall des Pigmentes der

Fig. 176.



A Schnitt durch die in Rückbildung begriffenen larvalen Sinnesorgane einer festsitzenden *Ciona*-Larve. $^{396}/_{1}$. *B* Schnitt durch dieselbe Region einer eben festgehefteten *Clavelina*. $^{396}/_{1}$. *c* = Aeusserer Cellulosemantel; *ec* = Ektodermepithel; *en* = Entodermales Kiemendarmepithel; *fg* = Flimmergrube; *g* = Ganglionanlage; *l* = Linse; *ms* = Mesenchymzellen; *nr* = Nervenrohr; *p* = Pigment des Sehorgans; *st* = Statolithenzelle; *sz* = Sehzellen.

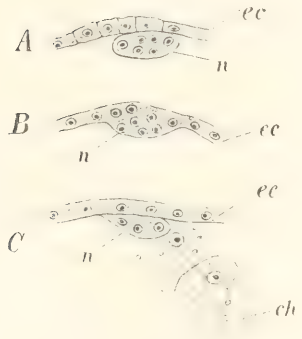
Sinnesorgane eine reichere Pigmentirung bestimmter Mesenchymzellen auf, und diese Pigmentirung schwindet später nicht wieder, sondern erhält sich dauernd auch in der vollständig entwickelten Ascidie (*Clavelina*). Das legt den Schluss nahe, dass in der That die Pigmentkörner als perennirende Zellorgane durch Theilung sich vermehren (Pizon). Inwieweit die Zellkörper der Sinnesorgane sich erhalten oder vollständig auflösen, ist ebensowenig sicher ermittelt, wie das Schicksal der Zellen der Sinnesblasenwand und des Rumpfganglions. Wenn ich früher (1882, 1884) der Ansicht war, dass diese Elemente und auch die des sich rückbildenden Ruderschwanzes sich einfach in Mesenchymzellen verwandeln und als solche lebensfähig erhalten, so darf ich jetzt meine Bedenken an der Richtigkeit dieser Auffassung nicht verschweigen. Jedenfalls ist dafür kein Beweis erbracht, dass die Elemente der zerfallenden Organe sich weiterhin noch an der Bildung von Geweben betheiligen, und für die flachen Zellen der Sinnesblase ist das auch von vornherein nur wenig wahrscheinlich. Wenn ich früher der Meinung war, dass im Besonderen die Zellen, die aus den aufgelösten nervösen Organen der freischwimmenden Larve (Nervenrohr, Sinnesblase) stammen, später das definitive Ganglion bilden, so wird weiter unten (p. 849) für dieses letztere Organ eine ganz andere Genese erwiesen werden, und es ist daher am wahr-

scheinlichsten, dass jene Zellen weiterhin vollkommen zerfallen und aufgelöst werden.

Eine Ausnahme scheint nur *Molgula ampulloides* zu bilden. Zwar hat bereits P. J. Van Beneden den einzigen Pigmentkörper, der in der Sinnesblase der Larve vorhanden ist (vgl. oben p. 798), an ziemlich der gleichen Stelle auch noch bei festgesetzten Larven beobachtet, allein das kommt auch bei allen anderen Ascidien gelegentlich vor (siehe für *Clavelina* Fig. 6, Taf. XXVIII) und beweist durchaus nicht, dass das Sinnesorgan auch später keine Rückbildung mehr erfahren könne. Neuerdings haben aber Selys-Longchamps und Damas (1900) den von ihnen als Otolith gedeuteten Körper nicht nur in den jungen festgesetzten Larven, sondern auch in ganz erwachsenen Thieren angetroffen. Bei diesen liegt er in der Neuraldrüse (glande hypophysaire) eingeschlossen und hat sein ursprüngliches Aussehen vollständig erhalten; so wie in den Larven ist er auch später tief dunkel gefärbt, annähernd kugelig und misst ungefähr 10 μ im Durchmesser.

Nach Rückbildung der Sinnesblase und der Sinnesorgane findet sich im vordersten Abschnitt der Larve nur noch die in den Kiemendarm geöffnete Flimmergrube als Rest der aus dem primären Nervenrohr entstandenen nervösen Apparate. Nach hinten zu setzt sich die Flimmergrube in den Flimmergrubencanal und in das alte Medullarrohr fort. Die anfangs so weit offene Verbindungsstelle des Medullarcanals mit der Sinnesblase hatte sich schon früher, je weiter die Rückbildung der Blase vorschritt, um so mehr verengt und endlich vollständig geschlossen. Gleichzeitig aber wurde das Lumen des Medullarrohres immer feiner, und endlich schwindet es im Bereiche des hinteren Rumpfabschnittes, dort, wo im Embryo und in der freischwimmenden Larve das Rumpfganglion sich ausdehnte, vollkommen, so dass hier nur noch ein Nervenzellstrang bestehen bleibt. Dieser Strang geht lediglich aus den Zellen hervor, die auf einem jüngeren Stadium das Lumen des Nervenrohres unmittelbar umgaben. Die Zellen des Rumpfganglions haben sich allmählich abgelöst und degenerirten, wie es scheint, sämmtlich, ohne sich in Elemente des Ganglienzellstrangs verwandeln zu können.

Fig. 177.



Drei aufeinanderfolgende Querschnitte durch den Ganglienzellstrang einer jungen festgesetzten *Clavelina*. $^{207}/_{1}$.
ch Chordazellen; *ec* = Ektodermepithel; *n* = Ganglienzellstrang, aus dem Medullarrohr entstanden.

Mehrfach habe ich gefunden, dass der Ganglienzellstrang bei ganz jungen, erst kurze Zeit festsitzenden Ascidien auf einer kleinen Strecke mit dem Ektodermepithel so vollkommen verwachsen kann, dass man, ohne Kenntniss seiner Genese, zu der Ansicht gelangen müsste, es entstehen die Zellen des

Stranges durch Wucherung vom Hautepithel aus. Textfig. 177 *B* zeigt eine solche Verwachsungsstelle, während vorn (*A*) und hinten (*C*) der Ganglienzellstrang ganz selbstständig und isolirt erscheint. Da das Nervenrohr auf früheren Stadien vom Hautepithel vollkommen abgeschnürt war, kann kein Zweifel bestehen, dass es sich um eine nachträgliche Verwachsung handelt. Ich habe auf dieses Verhalten hier deshalb besonders hingewiesen, weil Van Beneden und Julin bei *Clavelina*-Knospen den dorsalen Nervenstrang in einer ganz ähnlichen Weise mit dem Knospenektoderm verbunden sahen und daraufhin eine ektodermale Entstehung des Nervensystems auch bei der Knospenbildung angenommen zu haben scheinen.

b. Die regressive Metamorphose des Schwanzabschnitts.

Von viel grösserer Wichtigkeit als die Rückbildungen im Rumpf ist die regressive Metamorphose des gesammten Ruderschwanzes der Larve, der dadurch, trotz seiner hohen Organisation, nur den Werth und die Bedeutung eines transitorischen Larvenorgans erhält. Bei flüchtiger Beobachtung könnte es scheinen, dass der ganze Schwanzabschnitt einfach abgeworfen würde, und in der That scheint auch dieser Vorgang bei *Distaplia magnilarva* einzutreten. Wenigstens betont Salensky (1893) ausdrücklich, dass bei dieser Synascidie der Ruderschwanz nicht in den Rumpfabschnitt der Larve eingezogen wird, sondern sich aus diesem völlig herauszieht. Die Schwanzwurzel, in der die Chorda und Muskelzellen deutlich erkennbar sind, krümmt sich sehr stark bogenförmig ein und tritt dabei aus der primären Leibeshöhle heraus. Daher findet man, nachdem der Schwanz abgeworfen worden ist, in der festsitzenden Larve keine Chordazellen und Schwanzmuskelzellen mehr vor, und es fehlt im hinteren Körperabschnitt der Zellhaufe, der sonst bei allen anderen Ascidienlarven nach der Festheftung sichtbar wird.

Bei allen anderen Ascidien, vielleicht nur eine oder die andere Form ausgenommen, wird aber ausschliesslich die Cellulosemantelhülle des Ruderschwanzes abgeworfen, während alle inneren Organe — Hautepithel, Chorda, Nervenrohr, Musculatur und Schwanzentoderm — in den Rumpf übertreten und dort allmählich resorbirt werden. Das Abstossen des Cellulosemantels hatte bereits Milne Edwards (1842) bemerkt; genauer beschrieben wurde der Vorgang später von Seeliger (1884). Bei *Ciona canina* dagegen soll nach Kupffer (1870) der Cellulosemantel des Ruderschwanzes niemals abfallen, sondern in den Rumpfabschnitt einbezogen werden, so dass dadurch dessen Mantelhülle erheblich an Masse zunimmt. Sollte diese Beobachtung zutreffend sein, so müsste sich ein ähnlicher Vorgang sicher auch noch bei manchen anderen Monascidien finden (*Phallusia mammillata*?).

Die beginnende Rückbildung des Ruderschwanzes verräth sich sofort nach der Festsetzung der Larve durch eine beträchtliche Verdickung des Ektodermepithels im hintersten Schwanzende. Die niedrigen, oft ganz flachen Ektodermzellen werden beträchtlich höher und bilden am

Schwanzende eine Kappe von Cylinderepithel. Häufig findet man schon in freischwimmenden Larven an der hintersten Schwanzspitze eine Gruppe von cylindrischen Zellen (Fig. 4, Taf. XXVIII, Textfigur 162, p. 775); doch ist diese immer nur wenig umfangreich, und sie vergrössert sich erst rasch, wenn die Larve sich festsetzt (Fig. 8, Taf. XXVIII). Diese Umwandlung des flachen Epithels in ein cylindrisches schreitet von hinten nach vorn zu vor, und da der die Chorda und Musculatur umgebende Ektodermschlauch während dieses Vorgangs sich hinten nicht nur nicht verbreitert, sondern sogar verengt oder doch mindestens seinen alten Durchmesser bewahrt, stossen die cylindrisch gewordenen Ektodermzellen mit ihren inneren Enden fast aufeinander und verdrängen hier die Chorda- und Muskelzellen, indem sie sie nach vorn zu verschieben. Die Folge ist, dass diese in der Mitte des Schwanzes gelegenen Organe sich zu krümmen beginnen (*Phallusia* nach Kowalevsky). Bei *Clavelina* scheint von allem Anfang an mit der Verdickung des Epithels im Schwanzende eine Verkürzung des ektodermalen Schwanzschlauches verbunden zu sein und auf diese Weise von hinten her ein Druck auf die axialen Organe ausgeübt zu werden. Auf späteren Stadien tritt bei den Larven aller Ascidien eine solche Verkürzung des Ektodermepithels ein, und wenn auch nicht ausschliesslich, so ist sie doch zum grossen Theil dadurch hervorgerufen, dass die Zellen sich verdicken, gleichzeitig aber, bei nahezu gleichbleibendem Volumen, bedeutend verkürzen. Da, wie es scheint, in dieser Region des Ektoderms Zelltheilungen nach der Festsetzung nicht mehr eintreten, verwandelt sich allmählich der langgestreckte, aus platten Zellen bestehende Ektodermschlauch des Ruderschwanzes in eine buckelförmige Hervorragung verdickten Epithels und zieht sich dabei vollständig aus der Cellulosemantelscheide heraus. (Fig. 6, Taf. XXVIII, Textfigur 178.)

Auf den verschiedenen Stadien der Verkürzung zeigt der Schwanzanhang eine sehr wechselnde Gestalt, und zwar sind häufig die individuellen Verschiedenheiten bei Larven derselben Species sehr bedeutend, wie ich das besonders bei *Clavelina* angetroffen habe. Hier besteht oft das ektodermale Schwanzepithel längere Zeit als einfacher oder in zwei Abschnitte unvollkommen gesonderter Zapfen, aus dem die Chorda und Musculatur sich bereits zurückgezogen haben (Textfig. 178).

Während die flachen Ektodermzellen zu cylindrischen oder prismatischen sich verwandeln, vollziehen sich auch in ihrem Plasma gewisse Veränderungen. Es bilden sich in den Zellen „runde, zuweilen auch eckige, stark lichtbrechende Körper, welche die ganze Zelle erfüllen und um deren Kern gelagert sind; diese Zellen bekommen das so charakteristische Aussehen wahrer Körnchenkugeln der Muscidengruppe, obgleich hier keine Phagocytose anderer Gewebe, sondern eine einfache Concentrirung der Zellensubstanz von einer grösseren Fläche auf eine bedeutend kleinere und gedrungenere vor sich geht; vielleicht sind doch einige Theile der Epithelzelle so fest geworden, so specialisirt, so an

gewisse Functionen angepasst, dass sie sich nicht mehr einfach in Plasma der Zelle verwandeln, mit derselben nicht mehr verschmelzen können und in dieselbe als feste Stücke fallen, die nun verdaut werden müssen oder noch weiteren Metamorphosen unterliegen" (Kowalevsky).

Die Verkürzung des ektodermalen Hautrohrs ist nicht nur durch die Verdickung und Verkürzung der einzelnen Zellen hervorgerufen worden, sondern beruht zum Theil auch darauf, dass eine Anzahl Elemente aus dem Epithelverband sich ablösen und entweder in die primäre Leibeshöhle oder in den Hohlraum des Schwanzmantels hineinfallen, der durch das Herausziehen des Schwanzes aus der Cellulosehülle entstanden ist. Im letzteren Fall haben die Ektodermzellen für die junge Ascidie keinerlei Bedeutung mehr, während sie in der primären Leibeshöhle wahrscheinlich alle nach und nach zerfallen und als Nährmaterial Verwendung finden.

Die letzte Phase der Rückbildung des ektodermalen Schwanzepithels hat zuerst Kowalevsky (1892) für *Phallusia* beschrieben. Auch bei *Clavelina* sollen ähnliche Vorgänge eintreten, ob sie aber allgemein bei Ascidien vorkommen, ist mir sehr zweifelhaft. Nachdem das bedeutend verdickte Epithel zu einer buckelförmigen Hervorragung sich verkürzt hat, beginnt es, ähnlich wie ein Handschuhfinger, sich nach innen einzustülpen, so dass schliesslich das ganze Schwanzepithel in den Rumpfabschnitt hineinragt. Kowalevsky hat diese zapfenförmige Einstülpung als „Endsack" bezeichnet und beobachtet, dass dieser Endsack von der Haut sich vollkommen abschnürt und zu einem Bläschen wird, das lange Zeit neben den in Rückbildung begriffenen Muskel- und Chordazellen liegen bleibt. Das Bläschen verwandelt sich in einen soliden Zellhaufen, dessen Elemente fettig degeneriren, und der endlich ganz zerfällt und resorbirt wird.

Der Cellulosemantel des Ruderschwanzes, aus dem sich das Ektodermepithel und die von diesem umhüllten Organe wie aus einer Scheide zurückgezogen haben, sitzt dem mächtig verdickten Mantel des Vorderabschnittes lange Zeit als ein ziemlich umfangreicher Fortsatz auf. Die Verbindung wird immer dünner und feiner (Textfig. 178), und endlich löst sich das ursprüngliche Schwanzstück ab und zerfällt allmählich. Schon vorher hat sich seine Gestalt verändert, indem das seitlich comprimirte flossenförmige Gebilde in ein mehr schlauch- oder cylinderförmiges überging. Dass bei manchen Ascidienlarven die Cellulosemantelscheide des Ruderschwanzes nicht abgeworfen, sondern in den Mantel der jungen Ascidie einbezogen wird, ist oben (p. 837) bereits angedeutet worden.

So wie das Ektodermepithel des Schwanzes aus der Mantelscheide, ziehen sich die inneren Schwanzorgane aus der Ektodermscheide heraus, um ganz frei in die primäre Leibeshöhle des Rumpfes zu liegen zu kommen. Dabei bleiben Chordastrang, Nervenrohr und Musculatur zunächst miteinander eng verbunden und krümmen sich in genau der gleichen Weise spiralig ein. Kupffer führte diesen Vorgang darauf zurück, dass die Schwanzmuskeln und Chordascheide einer „Fettentartung"

verfallen, „wobei der Zusammenhang der Elemente gelockert wird und der Axenstrang infolge der Lockerung der umgebenden Theile zusammenschnurrt". Die Chorda zieht sich spiralig oder wellig zusammen, und zwar beginnt die Krümmung am Hinterende und schreitet allmählich von hinten nach vorn zu vor. Weitaus am genauesten ist die Darstellung

Fig. 178.

Festsitzende *Clavelina*-Larve mit spiralig eingerolltem Ruderschwanz. Nur der vordere Theil des lose am Thiere haftenden Schwanzmantels ist in die Figur eingetragen worden. $^{95}/_{1}$. *c* = Cellulosemantel; *e* = Egestionsöffnung; *cc* = Ektodermepithel; *ed* = Enddarm; *ep* = Epicard; *f* = Flimmerbogen; *h* = Haftfortsätze; *hz* = Herzhöhle; *l* = primäre Leibeshöhle; *m* = Magen; *n* = Nervenstrang oder Ganglienzellstrang.

Kowalevsky's über die Rückbildung des Ruderschwanzes bei *Phallusia*, und hier soll die korkzieherähnliche Aufrollung besonders am vorderen Schwanzende hervortreten. Das ist auch häufig bei *Clavelina* der Fall, aber nicht immer, denn zuweilen bleibt gerade der Vordertheil mehr gestreckt, während der hintere sich in enge Windungen legt (vgl. Fig. 8, Taf. XXVIII, mit Textfigur 178).

Die Einrollung und Rückbildung der Chorda geschieht wohl nie in so einfacher Weise, als Kupffer angenommen hatte. Bei *Phallusia*, bei der, wie bei *Ciona*, die Chordaaxe von einer homogenen, gallertartigen Chordasubstanz eingenommen wird, während peripher die protoplasmatische Substanz mit den Zellkernen nach Art einer Chordascheide liegt, vollzieht sich während der Verkürzung und Spiralrollung der Chorda in Bezug auf die Anordnung der Chordazellen gleichsam eine Rückkehr auf ein früheres Embryonalstadium. Denn so wie auf diesem besteht auch die spiralig eingerollte Chorda lediglich aus einer Zellreihe. Während die homogene

Chordasubstanz vollkommen schwindet und die ganze Chorda sich verkürzt, vergrössert sich das die Kerne führende Plasma der Chordascheide und füllt die von der homogenen Substanz vordem eingenommene Chordaaxe nach und nach völlig aus. Gleichzeitig erhält das Plasma zahlreiche grobkörnige Einschlüsse, und die einzelnen Zellkörper sondern sich durch scharfe Grenzen voneinander ab. Bei *Clavelina*, bei der die protoplasmatischen Chordazellreste mit den Kernen als dünne Scheiben zwischen der homogenen Chordasubstanz stets in einreihiger Anordnung bestehen blieben, wird das eben für *Phallusia* beschriebene Endstadium auf einfacherem Wege erreicht. Die Plasmascheiben, in denen die Kerne liegen, vergrössern sich in dem Masse, in welchem die homogene Chordasubstanz sich rückbildet, und stossen schliesslich aneinander, so dass eine einfache Reihe kurzcylindrischer Zellen entsteht. Die Zellkörper führen in ihrem hellen Plasma zum Theil recht grosse, kugelähnliche oder scheibenförmige, feste Einschlüsse, deren Auftreten mit der Resorption und Umbildung der homogenen Substanz im Zusammenhang zu stehen scheint.

Wenn die Chorda sich vollständig eingerollt und in den Rumpf zurückgezogen hat, geht die reihenförmige Anordnung der Chordazellen wieder verloren; der Zellverband lockert sich, die einzelnen Elemente verschieben sich gegeneinander und bilden mit den desaggregirten Muskelzellen einen festen oder lockeren Zellhaufen. An die Chordazellen legen sich amöboide Mesenchymzellen an, dringen als Phagocyten in die Plasmakörper ein, um sie allmählich zu resorbiren. Ueber die Art und Weise, wie die Chordazellen zerstört und aufgelöst werden, fehlen bisher genauere Angaben.

Wie oben erwähnt wurde, erfährt die Schwanzmusculatur genau die gleichen Veränderungen wie die Chorda, indem sie sich gleichzeitig mit dieser verkürzt, spiralig einrollt, in den Rumpf zurückzieht und dort in die einzelnen Zellen zerfällt, die neben den Chorda- und Ektodermelementen im Zellhaufen sich finden. Es scheint, dass die Muskelzellen der völligen Auflösung am längsten widerstehen, denn Salensky (1893) konnte sie bei jungen *Fragarium* und *Amaroucium* noch in der dritten Woche nach der Festsetzung der Larve und nach dem Beginn der Rückbildung des Ruderorgans im Rumpf unterscheiden. Während der Rückbildung der Muskelzellen gehen Veränderungen im Kern vor sich. In der noch thätigen Zelle ist der Muskelkern ziemlich hell und führt eine grössere Anzahl leicht färbbarer Körnchen; nach der Einziehung der Muskelbänder ist er grösser und erscheint wie ein helles Bläschen oder eine Vacuole, in der ein grosser, sich tief färbender Nucleolus liegt (*Phallusia*). Kowalevsky glaubte zunächst, „in diesen Kernen in die Muskelzelle eingewanderte Mesodermzellen zu sehen, so fremdartig scheinen sie zu sein, und sie erinnern auch wirklich an eine Mesodermzelle mit ihrem dunklen Kerne". Die Zellkörper selbst verändern inzwischen sehr merklich ihre Gestalt; die äussere Fibrillenschicht faltet sich in zwei oder meistens drei Abschnitte, und einzelne Mesenchymzellen legen sich an

sie an. Um eine Muskelzelle findet man eine, zwei und auch vier Mesodermzellen, die aber alle nur oberflächlich liegen bleiben und in das Innere des Zellkörpers nicht einzudringen scheinen. Kowalevsky glaubt daher, dass die als Phagocyten thätigen Mesenchymzellen, im Gegensatz zu den Leukocyten der Muscidenlarven, die Muskelzellen niemals in Stücke zersprengen und diese unmittelbar fressen, sondern sie nur allmählich auflösen und das verflüssigte Material nach und nach aufsaugen.

Die Zellen des caudalen Nervenrohres sieht man lange Zeit, nachdem bereits der ganze Ruderschwanz vollständig sich eingerollt hat, zwischen den Muskelzellen und der Chorda liegen. Ihr Verband hat sich gelockert, und das allseitig scharf umgrenzte centrale Lumen ist nicht mehr vorhanden. Es scheint, dass einzelne Zellen vom Blutstrom erfasst und an entferntere Orte hintransportirt werden können, bis sie endlich vollständig zerfallen.

Das Schwanzentoderm hat sich von allen Organen zuerst in die einzelnen Elemente aufgelöst. Schon in der freischwimmenden Larve kann man gelegentlich die einzelnen Zellen vollständig isolirt beobachten. Bei der Aufrollung des Schwanzes treten sie alle rasch in den Rumpf über und flottiren, wenigstens theilweise, frei in der Flüssigkeit der primären Leibeshöhle. Ihr schliesslicher Zerfall und ihre Resorption sind bisher ebensowenig sicher verfolgt worden, wie die gleichen Vorgänge bei den Nervenzellen, da diese Elemente sich von den Mesenchymzellen nicht ganz leicht und bestimmt unterscheiden lassen. –

Wenn ich hier im Gegensatz zu meinen früheren, viele Jahre zurückliegenden Ausführungen (1884) die Zellen nicht nur der im Rumpf gelegenen (p. 835), sondern aller larvalen, einer Rückbildung anheimfallenden Organe allmählich desorganisiren und zerfallen liess, so fehlen, wie ich ja auch in der Beschreibung angedeutet habe, dafür bisher vielfach die Beweise. Ich halte es auch durchaus nicht für ausgeschlossen, dass manche der aus den zerfallenden Organen stammenden Zellen in der That als Mesenchym- oder Blutzellen sehr lange Zeit, vielleicht das ganze Leben der Ascidie hindurch, sich erhalten; aber ich glaube jetzt nicht mehr, dass diese Elemente sich in irgend einer directen Weise am Aufbau neuer Organe in der Ascidie betheiligen. Anders scheint es freilich bei der Rückbildung der ganzen ersten Oozooide mancher stockbildenden Ascidien zu sein. Denn hier fand Salensky, dass zahlreiche Zellen des rückgebildeten Thieres lebens- und entwickelungsfähig bleiben und in die durch Knospung entstandenen Tochterthiere übergehen (vgl. weiter unten das XV. Capitel).

Ich habe oben (p. 838) angedeutet, dass die Aufnahme des Ruderschwanzes in den Rumpfabschnitt damit beginnt, dass das Ektodermepithel

am hintersten Ende sich verdickt und Chorda und Musculatur nach vorn schiebt. Der Vorgang der spiraligen Einrollung lässt sich mechanisch dadurch sehr wohl verstehen, dass die sich activ verkürzende Ektodermscheide von hinten her auf die Chorda und die sie unmittelbar umgebenden Gewebe einen Druck ausübt, sie nach vorn schiebt und — wenn das vordere Chordaende fest an seiner Stelle bleibt — zur Spirale zusammendrückt. Ob wirklich die beschriebenen histologischen Veränderungen in den Geweben des Schwanzes directe Folgen des auf sie einwirkenden Druckes sind, ist freilich mehr als zweifelhaft, aber immerhin wird man meines Erachtens die Bedeutung der Verkürzung des Ektoderms für die regressive Metamorphose des Ruderorgans nicht ganz gering anschlagen dürfen.

Einen ganz andern Standpunct nimmt Salensky (1895) ein. Ihm scheint es viel natürlicher, anzunehmen, dass die Musculatur des Schwanzes bei dessen Zusammenziehung die wichtigste Rolle spielt, „und dass die Veränderungen, die man in den Ektodermzellen bei der Einziehung des Schwanzes wahrnimmt, nicht die Ursache dieser Einziehung, sondern ihre Folgen darstellen". Die Contractionen der vordersten, noch im Rumpf gelegenen Schwanzmuskeln sollen zunächst eine Krümmung des vorderen Chordaendes und der benachbarten Muskelbänder zur Folge haben und später zur Spiraleinrollung führen. Da das hinterste Chordaende mit dem Ektodermepithel verwachsen ist, bewirkt die Verkürzung der Chorda eine Zusammenpressung der flachen Ektodermzellen und deren Umwandlung zu cylindrischen Elementen. Je weiter die Contraction der Muskelplatten vorschreitet, desto mehr verkürzt sich auch das Hautepithel des Schwanzes, bis es endlich ganz in den Rumpf einbezogen ist.

Dass die active Verkürzung des Schwanzepithels nicht alle Erscheinungen der Rückbildung erklärt, ist gewiss. So kommt es z. B. vor, dass sich die inneren Schwanztheile vollkommen selbstständig aus der Ektodermhülle herausziehen, und dass das hinterste Ende der eingerollten Chorda vom verdickten und verkürzten Schwanzektoderm ziemlich entfernt liegt (Textfig. 178). Druck des Hautepithels allein könnte also eine derartige Spiralfigur nicht hervorrufen, und hier müssen in erster Linie solche Kräfte wirksam gewesen sein, die den korkzieherartig gewundenen Organen selbst zukommen. Wenn in diesem Sinne sicher auch die histologischen Veränderungen, die die Chorda betrafen, so im Besonderen die Schrumpfung der homogenen Chordasubstanz, wirksam sein könnten, so möchte ich doch auch, wie Salensky, der Musculatur eine gewisse Bedeutung zuerkennen. Solange allerdings, und das hat Salensky übersehen, die beiden Muskelbänder intact sind und ein jedes als Ganzes wirkt, können sie eine spiralige Einrollung nicht hervorrufen. Das beweisen die Bewegungen der freischwimmenden Larve, die ja als Folgen der Muskelthätigkeit sich einstellen. Wenn aber die Muskelbänder in einzelne Partien und Zellen sich aufzulösen beginnen, werden die einzelnen Theile völlig selbstständige und voneinander unabhängige Contractionen ausführen

und, wenn sie mit der Chorda fest verbunden bleiben, diese in complicirter Weise krümmen können.

7. Die Entwickelung der festgehefteten Larve zur ausgebildeten Ascidie.

In diesem Abschnitt sollen die letzten Stadien der Ausbildung der verschiedenen Organe behandelt werden. In der festgehefteten Larve fanden wir fast alle Organe, die die voll entwickelte Ascidie besitzt, bereits angelegt und zum Theil auch schon so weit entwickelt, dass sie nur noch unbedeutende Veränderungen, im Besonderen histologischer Art, durchzumachen haben, um die Endform zu erreichen. Auf diese ganz speciellen Umbildungen wird aber hier nicht näher eingegangen werden; nur die wichtigeren Entwickelungsvorgänge, besonders die Ausbildung der Kieme und in erster Linie das Auftreten neuer Organe, wie z. B. der Geschlechtsorgane, sollen besprochen werden.

a. Die Entwickelung der Körperform und des Hautepithels.

Die Veränderungen, die die äussere Körperform nach der Festsetzung der Larve erfährt, werden hauptsächlich durch neue Faltenbildungen, durch Wachsthum und Umlagerung der älteren embryonalen oder larvalen Fortsätze des Ektodermepithels hervorgerufen. Verdickungen des Cellulosemantels, die entweder ziemlich gleichmässig die ganze Mantelschicht oder besonders diese oder jene Stelle betreffen, sind ebenfalls für die endgültige Körperform von Wichtigkeit. Da aber die Cellulosemantelbildung auf den späteren Stadien in genau der gleichen Weise vor sich geht, wie auf jüngeren, kann hier ohne Weiteres auf die bereits oben (p. 785 fg.) gegebene Beschreibung verwiesen werden.

Die auffallendsten unter den Umbildungen der ektodermalen Leibeswand erklären sich daraus, dass sich die Larve mit ihrem Vorderende festheftet, und dass der hier sich ausbreitende Präorallappen mit seinen Haftpapillen in der entwickelten Ascidie das hintere Körperende darstellt. Da beim Embryo und bei der freischwimmenden Larve der Mund unmittelbar hinter dem Präorallappen, in der ausgebildeten Ascidie aber in weiter Entfernung von ihm, am gegenüberliegenden freien Ende sich findet, muss der eigentliche, die Eingeweide führende Ascidienkörper sich gegen den ursprünglichen Präorallappen um nahezu 180° drehen. Dieser Vorgang wurde zuerst eingehend durch Seeliger (1884) für *Clavelina* beschrieben und ist später von Willey und anderen bestätigt worden. Bei Boltenien scheint die Drehung zu unterbleiben und eine bequeme Nahrungsaufnahme wird dem festsitzenden Thier dadurch ermöglicht, dass der Präorallappen zu einem langen Stiel auswächst.

Unmittelbar nach der Festheftung ist die Larve mit der Mundöffnung der Unterlage zugekehrt, während der Ruderschwanz sich frei erhebt. Indem, wie oben (p. 780) erwähnt wurde, der Präorallobus mit den Haftpapillen durch eine dem Endostyl parallel verlaufende Furche als Haft-

stolo sich abschnürt, wird die allmähliche Drehung ausführbar. Anfangs liegt der Haftstolo der ventralen Leibeswand der Larve dicht an (Fig. 4, Taf. XXVIII), und die Längsaxe des Thieres steht nahezu senkrecht auf der Unterlage. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung hebt sich die Larve immer mehr von dem am Boden befestigten Haftstolo ab; Stolo- und Larvenaxe bilden bald einen spitzen Winkel (Fig. 8, Taf. XXVIII), der sich aber rasch vergrössert, über 90° hinaus, bis nahezu 180° erreicht sind und die Mundöffnung ganz nach oben zu gerückt ist. Es dauert bei *Clavelina* gewöhnlich mehr als eine Woche, bis die Drehung vollendet und die Geradstreckung erreicht ist. Ziemlich lange sieht man die Hauptaxe des Thieres ungefähr parallel zur Unterlage verlaufen, die Bauchseite dieser letzteren zugekehrt. Dieses Verhalten zeigt auch noch die in Fig. 6, Taf. XXVIII, abgebildete Larve, obwohl bei ihr infolge der gewaltsamen Lösung vom Boden des Gefässes und durch die Conservirungsflüssigkeit die gelappten Enden des Haftstolos sich etwas nach vorn gekrümmt haben. Die Drehung der Larve kommt also nicht dadurch zustande, dass die einzelnen Organe innerhalb des Larvenkörpers Lageveränderungen erfahren und sich gegeneinander verschieben, sondern sie wird, wie nochmals hervorgehoben sei, dadurch bedingt, dass der Körper vom Haftstolo sich abhebt. Der Präorallappen des Embryos umschloss gleichsam den vordersten Abschnitt der primären Leibeshöhle des Thieres, und auch unmittelbar nach dem Auftreten der Furche, die den Präorallappen als Haftstolo abschnürt, stand dieser in weitem Zusammenhang mit dem Vorderende des Embryos. Je weiter die Furche nach hinten fortschreitet, desto weiter hinten scheint auch der Haftstolo zu entspringen, und bald rückt die Verbindungsstelle hinter das Endostylende in die Herzregion (Fig. 8), und endlich, wenn die Drehung vollendet ist, umschliesst der Haftstolo einen Theil der primären Leibeshöhle, den man ohne Weiteres als den hintersten bezeichnen muss (Fig. 6, Taf. XXVIII).

Wenn auch ein ähnlicher Vorgang der Drehung der festgesetzten Larve erst bei sehr wenigen anderen Species (z. B. *Ciona*, *Ascidia mentula*, *Phallusia*) beobachtet worden ist, so werden wir doch berechtigt sein, ihn als einen sehr wichtigen und wahrscheinlich sehr weit verbreiteten aufzufassen. Dass der Process mehrfache Modificationen des hier geschilderten Typus aufweisen muss, ist gewiss, und schon bei *Ciona* machen sich gewisse Unterschiede bemerkbar, die aber nicht das Wesentliche des Vorgangs berühren (vgl. Textfigur 84, p. 375).

Die Form und Grösse des Haftstolos zeigen im jungen, bereits gestreckten Thier nicht unerhebliche individuelle Verschiedenheiten. So sieht man den Stolo z. B. bei *Clavelina* häufig sehr lange Zeit fast ganz einheitlich, sehr umfangreich blasenförmig aufgetrieben und nur an seinem Ende, entsprechend den drei Haftpapillen, in drei kleine Aeste oder Lappen gespalten. Zuweilen sind aber diese Lappen sehr gross, so dass sie den grösseren Theil des Haftstolos bilden, und an ihren Enden kann man auch dann noch zumeist eine verdickte Epithelstelle als

Rest der alten Haftpapille erkennen. Die Lappen sind also dadurch entstanden, dass von den Papillen aus sehr tiefe Furchen in den Haftstolo einschnitten und diesen in drei Aeste zerlegten. Nicht immer sind es drei Aeste, zuweilen finden sich nur zwei, selten auch vier. Während der vierte Zweig des Stolos eine Neuausstülpung darstellt, hat sich, wenn nur zwei vorhanden sind, wahrscheinlich eine von den drei Papillen sehr frühzeitig vollkommen rückgebildet oder vielleicht überhaupt gar nicht entwickelt. In nicht mehr ganz jungen Thieren kann der eine oder andere Ast des Haftstolos sich selbst wieder zu gabeln beginnen.

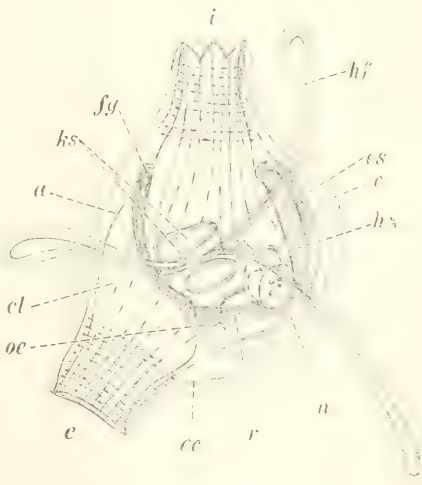
Während bei *Clavelina*, *Ciona* u. s. w. der ursprüngliche Präorallappen als Haftstolo sich erhält und auch die Haftpapillen in veränderter Form noch nachweisbar bleiben können, schwinden in den meisten Fällen die Papillen sehr bald nach der Festsetzung vollständig (vgl. oben, p. 833), und auch der Präorallobus soll in mehreren Fällen einer vollkommenen Rückbildung anheimfallen. Das müsste nach den Beobachtungen von Pizon und Lahille bei *Botrylloides rubrum*, *Polycyclus Renieri*, *Heterocarpa glomerata* der Fall sein, bei denen zahlreiche secundäre Ektodermausstülpungen peripher hervorwachsen, während der als mamelon céphalique bezeichnete Präorallappen mit seinen drei Papillen schwindet (vgl. hier Textfig. 163, p. 783).

Bei den Botrylliden werden, wie bereits oben (p. 782) angedeutet wurde, die acht lappenförmigen Ausstülpungen zu den ampullenförmigen Mantelgefässanhängen des Oozooids. Die Bedeutung der zahlreichen Lappen der *Heterocarpa*-Larve ist nicht sicher bekannt. Da nach Lacaze-Duthiers und Delage (1892) das ausgebildete Thier nur einen, sehr feinen und wenig verästelten Mantelgefässfortsatz aussendet, werden die sehr zahlreichen Lappen der festgesetzten Larve kaum sämmtlich zu diesem sich umgestalten: vielmehr scheint es, dass die Lappen eine Art Festheftungsscheibe bilden, die später allerdings wieder an relativer Grösse abnimmt. Es hätten dann die secundären Ausstülpungen der *Heterocarpa*-Larve eine ähnliche Bedeutung wie der Haftstolo mit seinen Verzweigungen bei *Clavelina*. Das legt die Auffassung nahe, nicht nur den centralen Kopflappen (mamelon céphalique) mit seinen Haftpapillen, sondern alle diese plus den Basallappen resp. den Ampullenausstülpungen bei *Heterocarpa*- und Botryllidenlarven dem gesammten Haftapparat und in letzter Linie dem Präorallappen der *Clavelina*-Larve gleichzusetzen. Dann handelt es sich bei Botrylliden und ähnlich sich entwickelnden Formen nicht um einen vollkommenen Schwund des ganzen embryonalen Präorallappens, sondern nur um eine Rückbildung von dessen centraler Partie, bei gleichzeitiger Umgestaltung und Weiterentwickelung der peripheren Zone zu Mantelgefässen oder zur gelappten Festheftungsscheibe. In derselben Weise dürften vielleicht auch die oben (p. 782) berührten Entwickelungsvorgänge der *Phallusia* zu beurtheilen sein, die von Krohn als ein vollkommener Schwund der Papillen und eine unabhängige, selbstständige Neubildung der Mantelgefässe gedeutet wurden.

Die durch Einstülpungen vom ektodermalen Hautepithel entstandenen Peribranchialbläschen mit der Cloake und die Mundbucht erfahren über das oben (p. 812 und p. 805fg.) beschriebene Stadium hinaus nur noch unbedeutende Veränderungen. Die Mundbucht ist schon vor der Festheftung der Larve in den Kiemendarm durchgebrochen, und in der jungen Ascidie vergrössert sie sich rasch und bildet bald die Lappen aus, die die Ingestionsöffnung umstellen. So wie bei freischwimmenden Larven ist auch bei den jungen festgesetzten Thieren die Mundbucht durch den Cellulosemantel vollständig verschlossen, so dass feste Nahrung kaum aufgenommen werden kann. Gewöhnlich erst viel später, nachdem die siphoartige Streckung der Branchialöffnung begonnen hat, erhält der Mantel im Centrum dieser eine Perforation, während eine dünne periphere Mantelschicht dem Mundepithel sich dicht anlegt und die Mundhöhle auskleidet. Damit erscheint im Wesentlichen das Endstadium der Entwickelung erreicht.

Die beiden ectodermalen Peribranchialeinstülpungen haben sich, wie oben (p. 810) beschrieben worden ist, bei freischwimmenden Synascidienlarven fast immer schon in der medianen Dorsalregion zum unpaaren Cloakenraum vereinigt. Bei den Monascidien vollzieht sich die Vereinigung gewöhnlich erst später, nach der Festsetzung, und dann lässt sich manchmal besonders deutlich nachweisen, wie die beiden ventralen Lippen der anfänglich getrennten Peribranchialeinstülpungen zur Bildung des einheitlichen Randes der Egestionsöffnung zusammentreten (siehe oben, p. 811). Bei weitaus der grössten Zahl Ascidien bildet sich die Egestionsöffnung vollkommen dorsal und in der vorderen Hälfte des Rumpfabschnitts (vgl. die Abbildungen auf Taf. XXVIII). Bei manchen Larven rückt sie etwas weiter nach hinten, in den Bereich der hinteren Körperhälfte hinein, und bei manchen Molguliden gelangt sie an das hinterste Ende (Textfigur 179); wenigstens ist die Oeffnung der Cloake die von der Ingestionsöffnung entfernteste Stelle im ganzen Körper. Dieses Verhalten besteht freilich immer nur bei jungen, festsitzenden

Fig. 179.



Halbschematische Darstellung einer jungen, erst kurze Zeit festsitzenden *Molgula*, von rechts gesehen. *a* = Ektodermales Cloakenepithel; *c* = Aeusserer Cellulosemantel; *cl* = Cloakenhöhle; *e* = Egestionsöffnung; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *es* = Endostyl; *fg* = Flimmergrube, in den Ganglienzellstrang sich fortsetzend; *hf* = Haftfortsätze; *hz* = Herz; *i* = Ingestionsöffnung; *ks* = Kiemenspalten; *n* = Nierensack; *oe* = Oesophagus; *r* = Rectum.

Larven. Später ändert es sich stets, weil die hintere Ventralpartie, die die Eingeweide enthält, ausserordentlich stärker wächst als die dorsale Cloakenregion. So wird die relative Entfernung zwischen beiden Körperöffnungen (im Vergleich zur Gesammtlänge des Thieres) immer geringer.

Die Lage der beiden Körperöffnungen an den gegenüberliegenden Enden der festsitzenden *Molgula*-Larve scheint mir deshalb von Bedeutung zu sein, weil sie zeitlebens bei den pelagisch lebenden Pyrosomen, Dolioliden und Salpen sich erhält. Das hängt bei diesen Formen mit der Art und Weise der Bewegung zusammen. Auch eine derartige Larvenform, wie sie eben für *Molgula* beschrieben wurde, könnte sich verhältnissmässig leicht an eine freischwimmende Lebensweise anpassen und zu einer pyrosomen- oder doliolidenähnlichen Tunicate umbilden. Störend würden allerdings die Haftfortsätze sein; doch ist zu bedenken, dass diese lediglich zum Zwecke der Festsetzung sich ausgebildet haben und bei einer Form, die die freischwimmende Lebensweise beibehielte, sich gewiss nicht in der gleichen Weise entwickeln würden. Auffallend kräftig erscheint bereits die Leibesmusculatur, und namentlich an den beiden Siphonen liegen zahlreiche Ringmuskelfasern. Es bedürfte vielleicht nur einer geringen Verstärkung dieser, um sie in den Stand zu setzen, in ähnlicher Weise wie bei Dolioliden und Salpen zu functioniren und das Wasser durch die eine Körperöffnung einströmen zu lassen, durch die andere mit Gewalt herauszuspritzen. Freilich sind die beiden Spiracula jeder Seite noch nicht umfangreich genug, um einem stärkeren Wasserstrom vom Kiemendarm in die Peribranchialräume und Cloake regelmässig den Durchtritt zu gestatten.

b. Das Nervensystem.

Nachdem während und unmittelbar nach der Festsetzung der Larve die im vorigen Abschnitt (p. 835 u. f. 842) beschriebenen Rückbildungen gewisser Theile des Nervensystems sich vollzogen haben, erscheint dieses in sehr einfacher Gestalt. In den vordersten Theil des Kiemendarms oder in die Mundbucht öffnet sich die Flimmergrube; sie setzt sich hinten in den Flimmergrubencanal fort, und dieser geht in das ursprüngliche Medullarrohr über, das inzwischen zu dem soliden Ganglienzellstrang geworden ist.

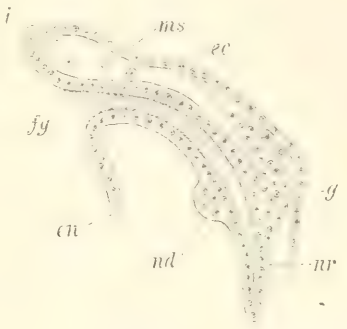
Dieser Ganglienzellstrang lässt sich bei manchen Larven sehr leicht bis weit nach hinten verfolgen, bis in den am dorsalen Hinterende liegenden Zellhaufen hinein, der aus dem rückgebildeten Ruderschwanz stammt (Fig. 6, Taf. XXVIII).

Hier soll der Nervenstrang zu einer gangliösen Anschwellung sich verdicken, die als Eingeweideganglion gedeutet wurde. Ich habe einige Bedenken, ob das bei allen Ascidien der Fall ist. Das Mittelstück des Ganglienstranges wird dorsal von der basalen, ventralen Cloakenwand

bedeckt und ist ihm zuweilen so fest verbunden, dass beide sich nicht ganz leicht trennen lassen; ventral liegt es dem Entodermepithel des Kiemendarms in manchen Fällen ziemlich dicht an (Fig. 5, Taf. XXX). Der Strang besteht aus Ganglienzellen und Nervenfasern, und beide fanden sich schon in der eben festgesetzten Larve vor.

Wichtiger sind die Vorgänge im vorderen Bereiche, dort, wo früher die Sinnesblase der freischwimmenden Larve lag; hier entstehen zwei neue, bleibende Organe: das Gehirnganglion und die Neuraldrüse. Beider Bildung kann beginnen, bevor noch die Rückbildung der Sinnesblase merklich vorgeschritten ist, und das hat mich seinerzeit zu dem Irrthum veranlasst, anzunehmen, dass das definitive Ganglion sich zum Theil aus den Zellen der aufgelösten larvalen nervösen Organe aufbaut. Ich habe zuerst bei *Pyrosoma* (1889) klar nachgewiesen, dass Gehirn und Neuraldrüse durch Wucherung oder Aussackung der Wandungen des primären Nervenrohres entstehen, und mich davon überzeugt, dass der gleiche Vorgang auch bei Ascidien stattfindet. Bei diesen haben Willey, Hjort und eine Anzahl anderer Forscher denselben Process eingehend beschrieben, so dass weitere Zweifel nicht mehr bestehen können.

Fig. 180.



Medianer Längsschnitt durch die Flimmergrube und den Flimmergrubencanal einer ganz jungen festsitzenden *Clavelina*. Der Ganglienzellstrang ist nicht mehr getroffen. $\frac{207}{1}$.

ec = Ektodermepithel; *en* = Entoderm des Kiemendarms; *fg* = Flimmergrube; *g* = Gehirnganglion; *i* = Ingestionsöffnung; *ms* = Mesenchymzellen; *nd* = Neuraldrüse; *nr* = Altes Neuralrohr, resp. Flimmergrubencanal.

Bei *Clavelina*, *Ciona* und vielen anderen bildet sich das Ganglion aus dem hinteren Abschnitt des Flimmergrubencanals (Neurohypophysialcanal Willey's), etwa dort, wo sich dieser auf früheren Stadien in die Sinnesblase öffnete und noch etwas weiter hinten in das Medullarrohr fortsetzte (Textfigur 165 *B* u. *C*, p. 793, entsprechend). Nachdem sich die Sinnesblase abgetrennt und aufgelöst hat, findet sich hier ein sehr enger, aber ziemlich dickwandiger Canal, der bald weiter hinten sein Lumen ganz verliert und in den Ganglienzellstrang sich fortsetzt. In dieser Region, bei der einen Species etwas mehr vorn, bei der anderen weiter hinten, beginnt die Canalwand lebhaft zu proliferiren. Bei regen Kerntheilungen verdickt sich die Wand, ohne dass überall auch Zelltheilungen den Halbirungen der Kerne folgen würden. Liegt bei der ausgebildeten Ascidie das Ganglion dorsal von der Flimmergrube und deren Canal, so entsteht die Wucherung auch dorsal (Textfigur 176 *B*, p. 835); liegt es ventral, so proliferirt die ventrale Canalwand. Bei *Clavelina* wuchert nur eine ziemlich beschränkte Stelle, und von hier aus schieben sich die

neu gebildeten Kerne mit der sie einschliessenden Plasmamasse nicht nur dorsal zu, sondern gerade besonders weit nach vorn zu vor (Textfig. 180). Auch seitlich und hinten scheint die wachsende Ganglienmasse von der Proliferationsstelle aus sich auszubreiten, so dass sie schliesslich mit breiter Fläche dem Flimmergrubencanal dicht aufliegt, mit diesem aber nur an einer weniger umfangreichen Stelle wirklich innig verwachsen ist.

Wenn Van Beneden und Julin im Gegensatz zu dieser Darstellung angenommen haben, dass das definitive Ganglion von den Zellen der Sinnesblase aus entsteht, so ist das für *Clavelina* nicht zutreffend. Auch an der Verbindungsstelle des Flimmergrubencanals mit der Sinnesblase sind die Zellen, die zu diesen beiden Organen gehören, sehr scharf und deutlich zu unterscheiden (Textfigur 165), und überdies entsteht das Ganglion erst dann, wenn der Flimmergrubencanal sich bereits abgetrennt hat, wie Textfigur 176 *B* klar erweist. Es ist freilich nicht unmöglich, dass in vereinzelten Fällen die Ganglionbildung etwas verfrüht auftritt, wenn der Canal noch mit der Sinnesblase im Zusammenhang steht und die Lumina beider noch communiciren. Aber auch dann muss es sich erweisen lassen, dass die Epithelstelle, an welcher die Proliferation stattfindet, später zum Bereich des Flimmergrubencanals und nicht zur Wand der der Rückbildung anheimfallenden Sinnesblase gehört.

Während in der Gehirnanlage die Kerne zu Ganglienzellkernen werden, um die herum das Plasma zu Zellkörpern sich differenzirt, entstehen, hauptsächlich in der Mitte des Gebildes, die vornehmlich längs verlaufenden Nervenfibrillen. Diese scheinen zuerst am Vorderende aus dem Gehirn hervorzutreten und periphere Nerven zu bilden; im Ganglienzellstrang waren sie allerdings bereits früher vorhanden.

Aus der Genese des Gehirns und des Ganglienzellstrangs würde sich als das einfachste und ursprünglichste Verhalten das ergeben, dass beide Organe nicht direct miteinander verbunden sind, sondern dass das Vorderende des Zellstrangs sich in den Flimmergrubencanal fortsetzt. Bei einer Reihe Ascidien ist dieses Vorkommen in der That beobachtet worden (siehe oben, p. 295). Aber auch das zweite Vorkommen, das dadurch gekennzeichnet ist, dass der Ganglienzellstrang aus dem Hinterende des Gehirns direct seinen Ursprung nimmt, lässt sich da leicht verstehen, wo die Gehirnanlage weiter hinten, unmittelbar vor dem Ganglienstrang gebildet wird. Dann kann das Vorderende dieses Strangs leicht in die Wucherungszone mit einbezogen werden und sich ebenfalls vorn vom Flimmergrubencanal abschnüren, wenn die Ganglionanlage sich abtrennt.

Schwieriger verständlich und nicht vollkommen aufgeklärt ist der Ursprung des Ganglienzellstrangs aus dem Gehirn, wenn dieses weiter vorn aus dem Flimmergrubencanal entsteht (Textfig. 180). Ich muss es als zweifelhaft hinstellen, ob das Gehirn zuerst vollkommen von der Canalwand sich abschnürt und dann erst nachträglich sich mit seinem Hinterende dem Vordertheil des Ganglienzellstrangs innig verbindet, oder ob — und das ist mir wahrscheinlicher — die ursprüngliche Proliferations-

stelle am Canal allmählich so weit nach hinten sich verschiebt, bis sie zum Vorderende des Ganglienzellstrangs gelangt und diesen mit dem Gehirn verwachsen lässt, während gleichzeitig die ursprüngliche Verbindung mit dem Flimmergrubencanal selbst sich löst.

Ueber die Bildung der Neuraldrüse genügen hier wenige Worte. Das Organ entsteht ebenfalls aus der Wand des Flimmergrubencanals, und zwar wohl meistens ungefähr gegenüber der Gehirnanlage (Textfig. 180), also entweder an der Ventral- oder Dorsalwand. Die Einzelheiten des Vorgangs sind bisher nicht untersucht worden, doch wird man wohl annehmen dürfen, dass das gesammte Zellmaterial, das die Drüse aufbaut, durch Wucherung und Ausstülpung des Flimmergrubencanals entstanden ist. Auszunehmen sind natürlich einmal die bindegewebige Hülle, die die Drüse umhüllt, und sodann auch die Bindegewebsbalken, die sich zwischen die einzelnen Lappen der Drüse einschieben.

Mit den hier mitgetheilten Thatsachen lassen sich die Befunde von Selys-Longchamps und Damas an *Molgula ampulloides* nicht ganz leicht in Einklang bringen. Wie bereits an einer anderen Stelle (p. 836) bemerkt wurde, fanden diese Forscher noch im ausgebildeten Thiere den pigmentirten Statolithenkörper vor, und zwar unverändert in der larvalen Gestalt und Grösse. Der Statolith liegt in der Wand der Neuraldrüse (glande hypophysaire) eingebettet, wie es scheint an beliebigen Stellen dieses oder jenes Drüsenläppchens, aber nicht im Bindegewebe. Es läge nahe, daraus zu schliessen, dass an der Bildung der Neuraldrüse wenigstens ein Theil des Epithels der Sinnesblase mit Antheil nehmen müsste. Indessen scheint es mir doch zweifelhaft, ob ein solcher Schluss berechtigt ist. Aus den Angaben der französischen Autoren scheint mir hervorzugehen, dass nicht die ganze Statolithenzelle, sondern nur ihr pigmentirter Theil im Drüsenepithel nachgewiesen werden kann, und ich stelle mir vor, dass — so wie bei allen anderen Ascidienlarven — auch hier eine vollständige Auflösung der Sinnesblase in Zellen und Zellstücke erfolgte, und dass der Statolith eine Zeit lang neben der sich entwickelnden Neuraldrüse liegen blieb. Dass das sehr häufig vorkommt, ist oben bemerkt worden (vergl. Taf. XXVIII, Textfig. 176, p. 835).

Es scheint mir nun sehr gut denkbar, dass das Pigment von einem sich bildenden Drüsenlappen umwachsen und aufgenommen wird, ohne sich weiterhin zu verändern. Ein solches Zellstück im fremden Gewebe wird man aber dann kaum als ein sich dauernd erhaltendes „Larvenorgan" bezeichnen dürfen, und es ist sicher im höchsten Masse zweifelhaft, ob ihm eine bestimmte Function überhaupt noch zukommen kann.

Auch das vorderste Stück des gesammten nervösen Apparates, die Flimmergrube, hat nach der Festsetzung noch mancherlei Veränderungen zu durchlaufen. Sie sind einmal histologischer Natur, indem die Zellen zu cylindrischen Geisselzellen werden und das aus der Darstellung des fertigen Baues bekannte Aussehen gewinnen. Dort, wo die Flimmergrube auch im ausgebildeten Thier einen einfachen Trichter darstellt,

nimmt sie während der späteren Lebenszeit nur einfach an Grösse zu, ohne sich sonstwie merklich zu verändern. Wo sie aber ein complicirteres Endstadium erreicht, geschieht dies immer erst in der letzten Entwickelungsperiode, nachdem die Metamorphose vollendet ist.

c. Der Kiemendarm.

Bei der grossen Bedeutung der voll entwickelten Kieme für die Systematik und die Verwandtschaftsbeziehungen nicht nur der Ascidien, sondern der Tunicaten überhaupt, wird es gerechtfertigt erscheinen, wenn wir an dieser Stelle die Entwickelung des Kiemendarms nicht allzu flüchtig behandeln. Einer eingehenden Besprechung werden aber nur die Seitenwände, die das respiratorische Organ bilden, bedürfen, während die übrigen Theile, ausgenommen den Endostyl, hier nicht weiter erörtert werden sollen, hauptsächlich deshalb, weil über ihre Entwickelung genauere Angaben, die ein besonderes Interesse beanspruchen dürfen, nicht vorliegen.

I.

Der Endostyl bildet sich, wie wir oben (p. 813) gefunden haben, bereits während der späteren Embryonalzeit aus und erscheint zuerst als eine rinnenförmige Verdickung der vorderen Kiemendarmwand. Bei *Clavelina*, *Ciona*, *Phallusia* und anderen Arten wird er vorn von dem Präorallappen bedeckt und ist bei der Schwimmbewegung der Larve nach vorn gerichtet. Die oben (p. 844) beschriebene Drehung des Larvenkörpers um etwa 180° erkennt man am besten gerade am Endostyl, dessen Verlauf sich jederzeit leicht und genau feststellen lässt. Die rinnenförmige Verdickung zerfällt in eine rechte und linke Hälfte, die in der Medianebene durch einen schmalen Zellstreifen verbunden werden. Bevor noch in diesem letzteren die Geisselzellen sich entwickelt haben, sondert sich das verdickte Endostylepithel jeder Seite abermals in zwei Streifen, einen dorsalen und einen ventralen.

Auf diesem Stadium soll der Endostyl der *Molgula gigantea* nach Herdman zeitlebens verharren (Textfig. 70, p. 342). Bei allen anderen Ascidien aber sondert sich der ventrale Streifen jeder Seite abermals in zwei Längsbänder, die durch einen Zwischenstreifen miteinander verbunden bleiben, und die ich oben (p. 343) als mittleren und ventralen Drüsenstreifen bezeichnet habe. Die Function des Endostyls beginnt erst geraume Zeit nach der Festsetzung der Larve, wenn die Mundöffnung durch den Cellulosemantel durchgebrochen ist und die ersten festen Nahrungsstoffe aufgenommen werden.

Der Endostyl entsteht daher von allem Anfang an als eine mediane, unpaare Bildung. Ganz ähnlich, wie das dorsale Nervenrohr aus zwei

symmetrisch gelagerten Hälften sich zusammensetzt, geschieht das auch bei der Endostylbildung, nur dass hier die beiden Theile zeitlebens viel schärfer gesondert bleiben als dort. Dohrn (1887) hat bekanntlich den Endostyl der Tunicaten, sowie die Thyreoidea der Vertebraten auf ein ursprüngliches Kiemenspaltenpaar zurückgeführt, das als das zweite in der Reihe bei den alten Vorfahrenformen functionirt hätte und allmählich unpaar geworden und ventral gerückt sei. Schon früher hatte Dohrn (1886) angedeutet, dass die Kiemenspalte, aus der der Endostyl hervorgegangen sei, zwischen Spritzloch und Hyoidspalte gelegen haben müsse.

Weder die vergleichend anatomischen, noch die entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen lassen Dohrn's Auffassung als wahrscheinlich erscheinen. Die vergleichend anatomische Betrachtung des Endostyls lehrte uns eine ganz continuirliche Reihe kennen; den einfachsten Bau zeigte das Organ bei den Appendicularien, wo wir es als einen kurzen, zwei oder vier Zellen breiten Drüsenstreifen beobachteten. Es liegt nicht der geringste Grund vor, diesen als aus einem entodermalen, seitlichen Kiemenspaltenpaar phylogenetisch entstanden zu betrachten. Und ebensowenig findet sich im Verlaufe der Entwickelung der complicirteren Endostylformen der Ascidien irgend ein Stadium, das für Dohrn's Ansicht spräche. Wäre die mehrfach vertretene Hypothese erweisbar, dass die vorderste Kiemenspalte der Vertebraten, das Spritzloch der Selachier, dem ersten Protostigma oder auch der Summe aller Kiemenspalten der Ascidien gleichwerthig zu setzen ist, so fielen sofort Dohrn's Argumentationen in sich zusammen. Aber wenn man auch diese Homologie nicht anerkennt, wird man sich Dohrn's Auffassung nicht anschliessen können.

Dass die bedeutende Ausdehnung des Endostyls über die gesammte mediane Ventralseite des Kiemendarms mit dem Ursprung aus einem seitlichen Spaltenpaar unvereinbar ist, hat Dohrn selbst gefühlt; denn er sagt ganz richtig: wäre die Thyreoidea ursprünglich von der Länge gewesen, die sie bei den Tunicaten besitzt, „dann müsste natürlich der Versuch, den ich gemacht, die Thyreoidea als eine unpaar gewordene Kiemenbildung zu betrachten, aufgegeben werden". Die grosse Ausdehnung des Endostyls sei aber wahrscheinlich erst bei Tunicaten secundär erreicht worden. Das letztere wird im Hinblick auf die Appendicularien wohl zugegeben werden müssen; nur wird daran zu erinnern sein, dass der noch kleine, kurze Endostyl einen sehr einfachen Bau zeigte, der deutlich erkennen lässt, dass der Ursprung des Organs ein ganz anderer ist, als ihn Dohrn annimmt.

II.

In der Präbranchialzone des Kiemendarms entsteht links und rechts je eine horizontal verlaufende, halbbogenförmige Einstülpung des Entodermepithels, die beide dorsal, dicht hinter der Mündung der Flimmergrube

sich zusammenfügen und den einheitlichen Flimmerbogen darstellen. Das Epithel im Bereiche des Flimmerbogens unterscheidet sich sehr früh dadurch von der benachbarten flachen Wand des Kiemendarms und der Mundbucht, dass es zwar aus kleinen, aber etwas höheren Zellen besteht als diese. Die etwa cubischen Elemente, die auf frühen Embryonalstadien den ganzen Kiemendarm und die Mundbucht ziemlich gleichmässig auskleiden, flachen sich in der vorderen und hinteren Region sehr stark ab, während sie im Bereich des Flimmerbogens ein dickeres, aber einschichtiges Epithel bilden, das auch sehr bald an seiner convexen Seite, nach der Kiemendarmhöhle zu, Wimpern entwickelt. Auf diesem primitiven Stadium verharren die Wimperbogen sehr vieler zusammengesetzten Ascidien zeitlebens, und die vergleichend anatomische Betrachtung hat uns oben (p. 328 u. fg.) eine continuirliche Reihe bis zu den complicirtesten Endformen des Flimmerbogens kennen gelehrt. Es ist nicht sicher bekannt, ob in diesen letzteren Fällen die beiden parallel verlaufenden Ringfalten, die den Flimmerbogen zusammensetzen, durch Auflösung einer ursprünglich einheitlichen Bogenanlage in einen vorderen und hinteren Abschnitt entstanden sind, oder ob einer von diesen beiden letzteren eine Neubildung darstellt, die zu der ursprünglichen Anlage noch hinzugetreten ist. Die Abbildungen, die Selys-Longchamps und Damas von den jungen festsitzenden Thieren der *Molgula ampulloides* veröffentlicht haben, lassen die erstere Annahme als die wahrscheinlichere erkennen.

So wie den Endostyl hat Dohrn auch den Flimmerbogen der Ascidien auf ein ursprüngliches Kiemenspaltenpaar zurückzuführen versucht, und er vergleicht ihn mit der Pseudobranchialrinne resp. mit dem Spritzloch der Fische, das ist das vorderste Kiemenspaltenpaar. Auch hier erhebt sich der Einwand, der eben bei der Besprechung der Endostylbildung hervorgehoben wurde: wenn der vordersten Kiemenspalte der Fische die persistirenden Spiracula der Tunicaten entsprechen (Van Beneden und Julin), kann der weiter vorn gelegene Flimmerbogen der Ascidien niemals die Bedeutung einer Kiemenspalte besessen haben. Die vergleichend anatomischen Thatsachen sind in keiner Weise geeignet, Dohrn's Ansicht zu stützen, denn sie zeigen, dass die primitivste und einfachste Form des Flimmerbogens ein einfacher, in das Kiemendarmlumen vorspringender Flimmerzellstreif war, und es liegt nicht die geringste Veranlassung vor, diesen als ein umgebildetes Kiemenspaltenpaar zu betrachten. Auch im Verlaufe der Entwickelung der complicirter gebauten Flimmerbogen der Ascidien findet sich niemals ein Stadium, das auf eine ursprüngliche Kiemenspalte hinwiese. Daher vermag ich keine der folgenden Argumentationen Dohrn's, die die Homologie des Flimmerbogens der Tunicaten und der Spritzlochtasche der Fische zur Voraussetzung haben, als zutreffend anzuerkennen. Da die Schlundwimperrinne (Flimmerbogen) dazu dient, den Schleim des Endostyls in den Oesophagus zu befördern, konnte, wie Dohrn annimmt, der Schleim nicht abgesondert

werden, solange noch eine offene Spritzlochspalte bestand: „So kann man diese Function des Endostyls als eine wahrscheinlich erst zu der Zeit entstandene betrachten, in welcher auch diese Wimperrinnen zustande gekommen sind; sie kann also schwerlich existirt haben zur Zeit, da statt der Pseudobranchialrinne eine offene Spritzlochspalte bei den Vorfahren des *Ammocoetes* bestand. Wenn also der Endostyl rechtmässiger Weise mit der Thyreoidea der Selachier etc. homologisirt wird, so dürfte nicht die Schleim secernirende Function und entsprechende Structur des Hypobranchialsackes des *Ammocoetes*, sondern die sich in Follikel auflösende, als Thyreoidea bekannte ventrale Ausstülpung des Darms als das Prius betrachtet werden. Die Ableitung der Thyreoidea vom Endostyl und damit die Ableitung der Vertebraten von den Tunicaten würde dadurch nicht glücken, soweit diese Organe dabei in Frage treten. Dann müsste also für die Thyreoidea eine andere Herkunft ausfindig gemacht werden, und diese suchte und suche ich in einer unpaar gewordenen, ventral gerückten entodermalen Kiemensackbildung" (1887, p. 310).

III.

1. Entstehung der Quergefässe. Bei sehr vielen Synascidien, deren Kiemendarm ziemlich einfach gebaut ist und keine inneren Längsgefässe besitzt, verlaufen zwischen den Kiemenspaltenreihen die Flimmerreifen oder inneren Quergefässe als ringförmige Querfaltungen des Kiemendarmepithels (siehe oben, p. 403). Diese Reifen entstehen stets später als der vordere Flimmerbogen, im Uebrigen aber in fast genau der gleichen Weise. Nur habe ich bei *Clavelina* gefunden, dass die Bildung der Reifen an der Dorsalseite beginnt und dann allmählich an den beiden Seiten ventral zu fortschreitet. Die entstehende Ringfalte ist also dorsal am tiefsten eingesenkt und flacht in der Nähe des Endostyls vollkommen ab; sehr bald zeigt sich auf ihrem freien Rande die Bewimperung (Fig. 5, Taf. XXX). Wo im ausgebildeten Thier eine grössere Zahl Flimmerreifen vorhanden ist, entstehen diese nicht alle gleichzeitig, sondern nacheinander, genau entsprechend dem Auftreten der Kiemenspaltenreihen, und zwar stets in der Art, dass jede neu aufgetretene Reihe von der benachbarten durch einen Flimmerreifen sich scheidet. Bei den Ascidien (*Clavelina*), die auf dem Jugendstadium nur zwei Spaltenreihen jederseits besitzen, findet sich daher auch nur ein Reifen, der ungefähr die Mitte des Kiemendarms umgürtet (Fig. 6– 8, Taf. XXVIII). Es ist nicht ganz sicher bekannt, in welcher Weise die Kiemenspaltenreihen bei allen hier in Frage kommenden Synascidien zunehmen, und daher ist auch die zeitliche Reihenfolge des Auftretens der hintereinander liegenden Flimmerreifen nicht überall ermittelt. Da es aber ziemlich gewiss ist, dass neue Spaltenreihen sowohl vor, wie hinter den beiden zuerst gebildeten (ja vielleicht auch zwischen diesen?) entstehen, wird dementsprechend auch die Bildung

der Flimmerreifen nicht in der Weise vor sich gehen können, dass ihre metamere Anordnung von vorn nach hinten zu einer einfachen zu- oder abnehmenden Altersreihe genau entspricht, sondern der älteste Reifen wird ungefähr in der Mitte des Kiemenkorbes liegen.

Bei *Clavelina* habe ich, allerdings nur bei den durch Knospung entstandenen Thieren, die Vermehrung der Spaltenreihen bis auf zehn untersucht, und daraus liess sich erkennen, dass noch auf dem Stadium von sechs Reihen der zuerst entstandene Flimmerreifen als der dritte in der Mitte steht: vor und hinter ihm liegen je zwei jüngere. Da die folgenden beiden Spaltenreihen nacheinander oder auch fast ganz gleichzeitig, die eine am vorderen, die andere am hinteren Ende des Kiemendarms sich bilden, entstehen auch der 6. und 7. Flimmerreifen vorn und hinten, während die älteren in der Mitte liegen bleiben. In einer ganz ähnlichen Weise treten auch die 9. und 10. Kiemenspaltenreihe an den beiden äussersten Enden des Kiemenkorbes vorn und hinten auf, und dementsprechend entwickeln sich die neuen Reifen (der 8. und 9.) peripher und niemals zwischen den bereits vorhandenen älteren. Alter und Stellung der Flimmerreifen ergeben sich daher aus folgender Tabelle:

Lage der Flimmerreifen von vorn aus	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Reihenfolge des zeitlichen Auftretens	IX	VII	V	III	I	II	IV	VI	VIII

Die zeitliche und räumliche Reihenfolge der Reifen entsprechen sich also nicht, sondern der älteste steht in der Mitte. In dem vorstehenden Schema habe ich es so dargestellt, als ob der hintere Theil des Kiemendarms dem vorderen in der Entwickelung ein wenig vorauseilte. Das ist aber nicht immer der Fall, sondern zuweilen bilden sich auch die Flimmerreifen vorn und hinten fast genau gleichzeitig oder sogar in der vorderen Kiemenhälfte etwas früher aus, so dass z. B. der zweitälteste (II) vor, und nicht hinter dem ältesten (I) liegt (vergl. auch weiter unten den die Vermehrung der Spaltenreihen betreffenden Abschnitt, p. 879 fg.).

Als das bemerkenswertheste Ergebniss ist aber anzusehen, dass, wie es scheint, niemals (?) eine Intercalation von neuen Flimmerreifen zwischen die älteren, zuerst gebildeten stattfindet, sondern dass die Kieme nur an der Peripherie, besonders vorn und hinten, wächst und sich weiterentwickelt. Die Mittelzone erreicht verhältnissmässig früh ihre definitive Ausbildung. —

Während die Flimmerreifen der *Clavelina* und vieler anderen Synascidien sämmtlich als einheitliche und continuirliche Querfalten des entodermalen Kiemendarmepithels entstehen, ist das nur bei einem Theil der inneren Quergefässe der Monascidien und Polystyeliden der Fall. Wie in einem folgenden Abschnitt (p. 883 fg.) ausgeführt ist,

treten bei den meisten Monascidien auf einem Jugendstadium jederseits sechs hintereinander liegende Kiemenspalten (secundäre Protostigmata) auf.*) Diese Spalten werden durch fünf primäre Quersinus oder Quergefässe getrennt, die vollständig im primären Gitterwerk der Kieme (p. 397) verlaufen und aussen vom ektodermalen inneren Peribranchialepithel, innen vom entodermalen Kiemendarmepithel begrenzt werden. Solche Gefässe wurden von mir als transversale Interspiraculargefässe oder Interspiracularzonen bezeichnet (p. 398). Wenn von diesen Quersinus aus innere Quergefässe entstehen, faltet sich die Entodermwand nach innen ein, und es besteht jedenfalls die Möglichkeit, dass, ähnlich wie bei den *Clavelina*-Flimmerreifen, die Einfaltung einheitlich und continuirlich erfolgt. Wenn vielleicht auch bei der Bildung dieser fünf primären inneren Quergefässe bald die eine oder andere Region sich rascher einbuchtet, so dass an Stelle eines glatten Kammes einzelne buckelförmige Erhebungen sich vorschieben, die nachträglich erst zusammenfliessen, so entsteht doch niemals ein Gefäss aus mehreren völlig getrennten Stücken. Wohl aber geschieht das bei der Bildung aller(?) folgenden inneren Quergefässe, die man auf Grund dieses Gegensatzes als secundäre zusammenfassen und den fünf primären entgegensetzen könnte.

Ich habe in dem die Anatomie der Kieme behandelnden Capitel (p. 405 fg.) ausgeführt, dass parastigmatische Gefässe, d. h. die die Kiemenspalten quer überbrückenden Blutbahnen, zu normalen, zwischen den Kiemenspaltenreihen verlaufenden inneren Quergefässen werden können, nachdem die Sonderung und Halbirung einer Spaltenreihe in zwei neue eingetreten ist So wie die parastigmatischen Gefässe, aus denen sie entstanden sind, setzen sich daher auch diese inneren Quergefässe aus einer Reihe ursprünglich getrennter Faltenbildungen zusammen. Meine Ansicht ging früher dahin, dass diese zweite Entstehungsweise der Quergefässe bei Monascidien nicht ganz allgemein verbreitet sein möchte. Neuere Untersuchungen, die inzwischen erschienen sind, namentlich die von Selys und Damas, haben aber gelehrt, dass alle Quergefässe eines Thieres, ausgenommen die fünf primären, auf diese zweite Weise entstehen können. Ob sie alle bei den Monascidien so entstehen müssen, scheint mir immerhin noch sehr fraglich; jedenfalls aber ist die Umbildung parastigmatischer Gefässe zu zwischen den Spaltenreihen verlaufenden inneren Quergefässen sehr weit verbreitet, und sie hängt mit der Art und Weise zusammen, wie die Zahl der Kiemenspaltenreihen über sechs hinaus sich vergrössert. Wenn wirklich bei den Monascidien alle folgenden Spaltenreihen im Zusammenhang mit neu auftretenden parastigmatischen Quergefässen durch Halbirung der sechs zuerst entstandenen Reihen sich bilden, müssen alle secundären Quergefässe von den fünf primären ihrer

*) Wo, wie z. B. bei *Styelopsis*, eine grössere Zahl secundärer Protostigmata auftritt, muss dementsprechend auch die Zahl der primären Quergefässe wachsen.

Entstehung nach verschieden sein. Im vollständig entwickelten Thier sind aber solche Unterschiede des Baues nicht mehr nachweisbar, und die Verschiedenheiten beschränken sich auf gewisse Grössendifferenzen.

Auf den frühesten Stadien sind die fünf primären Quergefässe bedeutend stärker als alle anderen später entstandenen secundären. Bei *Ciona intestinalis* soll sich nach Damas (1901) auch noch das ausgebildete Thier ähnlich verhalten, und daher zerlegen die fünf Primärgefässe, die deutlich hervortreten, die Kieme in sechs hintereinander liegende Abschnitte (séries), deren jeder aus einem Protostigma hervorgegangen ist. Bei *Ascidiella scabroides* und anderen Monascidien gleichen sich weiterhin die Grössenunterschiede der primären und der bald darauf entstandenen ältesten secundären Gefässe vollständig oder wenigstens nahezu vollkommen aus, so dass man sie ohne Kenntniss der Genese der gleichen Ordnung zuzählen würde.

Ich habe oben (p. 407) in der entwickelten Kieme lediglich nach der Grösse Quergefässe verschiedener Ordnungen unterschieden. Durch die neueren Untersuchungen besonders von Selys-Longchamps und Damas haben die verschiedenartigen Gefässe dadurch eine erhöhte Bedeutung gewonnen, dass sie auf die Entstehungszeit der benachbarten Kiemenspaltenreihen einen Rückschluss gestatten. Wenn wir nunmehr alle Quergefässe in verschiedene Ordnungen gruppiren und Gefässe 1., 2., 3., 4. u. s. f. Ordnung unterscheiden, soll nicht allein die Grösse massgebend sein, sondern auch der Ort und der Zeitpunkt der Entstehung. Im Allgemeinen wird es aber auch zutreffen, dass die älteren Gefässe die grösseren sind, da sie nur äusserst selten von den jüngeren im Wachsthum überholt werden. Wenn wir auch auf die oben erwähnte Verschiedenheit in der Faltenbildung bei den primären und secundären Gefässen kein Gewicht legen, so beanspruchen doch die fünf ersten infolge der ganzen Art ihres Auftretens eine besondere Stellung, so dass sie als Gefässe erster Ordnung (1) zu bezeichnen sind. Im Gegensatze zu ihnen treten alle folgenden in der Sechszahl oder in einem Multiplum von 6 auf, da die 5 Gefässe 1. Ordnung jederseits VI Kiemenzonen zur Sonderung bringen. Die an zweiter Stelle mitten zwischen den Gefässen (1) auftretenden und die VI Zonen halbirenden Gefässe werden als Quergefässe zweiter Ordnung (2) bezeichnet. Sie erscheinen aber wohl niemals alle 6 ganz gleichzeitig, sondern bald das vorderste, bald das hinterste zuerst. Bei *Ciona* schreitet die Entwickelung des Kiemenkorbes von vorn nach hinten zu weiter, und daher sind die vorderen Reihen bereits getheilt und dort die Sinus 2. Ordnung entwickelt, während hinten noch die primären Reihen ohne parastigmatische Quergefässe bestehen. Bei *Ascidiella scabroides* dagegen entwickelt sich das hintere Kiemenende rascher, und daher erscheint zuerst der hinterste, sechste Quersinus zweiter Ordnung, dann der erste, im Bereiche der ersten Primärreihe gelegene, hierauf der vierte, fünfte und zuletzt der dritte und zweite.

Die Quergefässe dritter Ordnung (3) führen zur Verdoppelung der 12 Kiemenspaltenreihen, die durch die Gefässe (2) zur Sonderung gelangt waren, und finden sich daher in der Zahl 12. Die Quergefässe 4. Ordnung (4) sondern 48 Spaltenreihen und treten in der Zahl 24 auf, während es 48 Gefässe 5. Ordnung, 96 6. Ordnung giebt u. s. w. Mit grösserer oder geringerer Regelmässigkeit wiederholen sich diese Zerlegungen und das Auftreten der Quergefässe im Bereiche jeder der 6 ersten primären Spaltenreihen. Wäre die Regelmässigkeit eine vollständige, so liesse sich in sehr einfacher Weise eine tabellarische Darstellung der Zahl und Anordnung der Quergefässe für alle aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien in der Ascidienkieme geben. Auf dem 1. Stadium trifft man nur die 5 Gefässe 1. Ordnung, auf dem folgenden treten 6 Gefässe 2. Ordnung hinzu. In der tabellarischen Uebersicht müsste es aber genügen, vorausgesetzt, dass volle Gleichmässigkeit besteht, nur den Bereich einer Primärspaltenreihe zur Anschauung zu bringen: denn in jeder dieser VI Zonen liegen die Quergefässe verschiedener Ordnungen genau an den gleichen Stellen. Jedes folgende Stadium ist durch das Auftreten einer nächst höheren Ordnung von Quergefässen bestimmt:

1. Stadium: (1) (1) (1) (1) (1)
2. Stadium: (1) (2) (1)
3. Stadium: (1) (3) (2) (3) (1)
4. Stadium: (1) (4) (3) (4) (2) (4) (3) (4) (1)
5. Stadium: (1) (5) (4) (5) (3) (5) (4) (5) (2) (5) (4) (5) (3) (5) (4) (5) (1)

Im Bereiche jeder der 6 primären Spaltenreihen oder Kiemenzonen (séries) können auftreten 1 Quergefäss 2. Ordnung, 2 (3), 4 (4), 8 (5), 16 (6) u. s. w. Da es sich in vielen Fällen als wünschenswerth gezeigt hat, für jedes Quergefäss an jeder Stelle der Kieme eine prägnante Bezeichnung zu haben, hat Selys-Longchamps folgende Formel eingeführt. Die Ordnungszahl der Quergefässe wird, wie es oben geschehen ist, durch eine arabische Ziffer in Klammern angegeben. Die VI Zonen werden mit den römischen Ziffern I bis VI bezeichnet und die Zahl der Zone, der das Gefäss angehört, hinter die Ordnungszahl des Gefässes wie der Zähler eines Bruches in hoher Stellung hinzugefügt. Die 5 Primärgefässe werden also ihrer Stellung nach von vorn nach hinten zu in folgender Weise zu bezeichnen sein:

$$(1)^{I},\ (1)^{II},\ (1)^{III},\ (1)^{IV},\ (1)^{V},$$

die 6 Quergefässe 2. Ordnung:

$$(2)^{I},\ (2)^{II},\ (2)^{III},\ (2)^{IV},\ (2)^{V},\ (2)^{VI}.$$

Da die Gefässe höherer Ordnung in jeder Zone (Serie) in der Mehrzahl vorhanden sind, wird für sie eine zweite arabische Ziffer als Nenner hinzugefügt, um zu bezeichnen, das wievielste Gefäss der betreffenden Ordnung in der Zone gemeint ist. So bedeutet z. B. $(4)^{III}_{3}$ das 3. Quergefäss 4. Ordnung in der III. Zone.

Es ist oben erwähnt worden, dass die Gefässe zweiter Ordnung nicht in allen VI Zonen gleichzeitig auftreten, und bei den Gefässen höherer Ordnungen können die Verschiedenheiten bedeutender werden, so dass die eine oder die andere Zone in der Entwickelung soweit vorauseilt, dass sie bereits die Gefässe einer oder zweier höheren Ordnungen besitzt. Damas fand in einer 21 mm langen, noch nicht ganz entwickelten *Ciona* nur die Gefässe (1), (2) und (3) überall gleichmässig wohl entwickelt; die Gefässe (4) waren nur in den vier ersten Zonen vollständig ausgebildet; in V und VI traten sie eben erst auf. Die Sinus (5) sind nur in der vordersten Region fertig gebildet, und von den Gefässen (6), von denen in jeder Zone 16 möglich sind, im Ganzen also 96, sind erst 3 entwickelt, $(6)^{I}_{1}$, $(6)^{I}_{2}$ und $(6)^{I}_{4}$. Das Stadium ist also durch ein ganz ausgeprägtes Vorauseilen des vorderen Kiemenabschnitts gekennzeichnet. Ganz anders verhält sich, wie oben (p. 858) für das Auftreten der Sinus 2. Ordnung angedeutet wurde, *Ascidiella scabroides*. Die für die Gefässe 2. Ordnung angegebene Reihe $(2)^{VI}$, $(2)^{I}$, $(2)^{IV}$, $(2)^{V}$, $(2)^{III}$, $(2)^{II}$ scheint aber durchaus nicht constant zu sein, sondern variiren zu können, da die Verdoppelung zahlreicher Spaltenreihen, besonders aber die der späteren, Unregelmässigkeiten aufweist. Jedenfalls aber treten die Gefässe der höheren Ordnung immer zuerst am hinteren Kiemenende auf, und daher entsteht als erster Quersinus der 3. Ordnung: $(3)^{VI}_{2}$. Etwas rascher als alle vier mittleren Zonen (II—V) entwickelt sich auch die I., ohne aber die Höhe der Ausbildungsstufe der Zone VI zu erreichen.

In der ältesten *Ascidiella*, die Selys-Longchamps auffand, standen die vier Zonen II, III, IV und V in Bezug auf die Ausbildung der Quergefässe genau auf dem Stadium, das ich oben als das 4. bezeichnet habe. Mit grosser Regelmässigkeit erwies sich jede Zone aus 8 Kiemenspaltenreihen zusammengesetzt, zwischen denen die Quersinus in folgender Anordnung verliefen:

(1) (4) (3) (4) (2) (4) (3) (4) (1).

In der etwas reicher differenzirten I. Zone waren ferner bereits aufgetreten die beiden vordersten Gefässe 5. und das vorderste 6. Ordnung. Um diese neu hinzugetretenen Quergefässe in der folgenden Tabelle deutlicher hervortreten zu lassen, habe ich die sie darstellenden Zeichen unterstrichen:

Vorn $\underline{(6)^{I}_{1}}$ $\underline{(5)^{I}_{1}}$ $(4)^{I}_{1}$ $\underline{(5)^{I}_{2}}$ $(3)^{I}_{1}$ $(4)^{I}_{2}$ $(2)^{I}$ $(4)^{I}_{3}$ $(3)^{I}_{2}$ $(4)^{I}_{4}$ $(1)^{I}$ Hinten.

Beträchtlich breiter und reicher an Gefässen war die hinterste VI. Zone, denn hier waren bereits alle Sinus 5. Ordnung und überdies die beiden letzten 6. und sogar der letzte 7. Ordnung gebildet. Um Platz zu sparen, lasse ich die aus der Reihenstellung sich von selbst ergebenden Indices weg:

$(1)^{V}$ $\underline{(5)}$ (4) $\underline{(5)}$ (3) $\underline{(5)}$ (4) $\underline{(5)}$ (2) $\underline{(5)}$ (4) $\underline{(5)}$ (3) $\underline{(5)}$ (4) $\underline{(6)^{VI}_{15}}$ $\underline{(5)}$ $\underline{(6)^{VI}_{16}}$ $\underline{(7)^{VI}_{32}}$

Die Vergleichung dieser 3 Tabellen ergiebt sofort die ausserordentliche Zunahme der Gefässe und das mächtige Wachsthum im hinteren

Kiemenabschnitt. Während sich in allen 4 mittleren Zonen immer nur 7 secundäre Quergefässe zwischen zwei primäre eingeschoben haben, zählt man in der vordersten 10, in der hintersten sogar 18 (vgl. p. 906).

Trotzdem *Ascidiella* und *Ciona* die eben klargestellten bedeutenden Unterschiede in der Art und Weise des Auftretens der Quergefässe erkennen lassen, zeigen doch beide Arten wieder gewisse gemeinsame Züge gegenüber dem für *Clavelina* geschilderten Entwickelungsmodus. Der wichtige Gegensatz besteht darin, dass die Ascidiidae die grösste Zahl ihrer Quergefässe intercalar zwischen den 5 zuerst gebildeten primären auftreten lassen, während sie bei *Clavelina* immer nur peripher entstehen. Zwar entwickeln sich auch bei den Ascidiiden in der I. und VI. Zone, vor und hinter den primären Quergefässen zahlreichere Sinus als in jeder der vier mittleren Zonen, aber diese vergrössern sich doch in allen Fällen ebenfalls in sehr erheblicher Weise, und auch hier schieben sich zahlreiche Gefässe zweiter und höherer Ordnung ein. Bei *Styelopsis* scheinen auf früheren Entwickelungsstadien im hinteren Kiementheil vorwiegend peripher, immer nur hinter den älteren Quergefässen neue in grösserer Anzahl aufzutreten, während im vorderen bereits die Halbirung der Spaltenreihen und die Intercalation der Gefässe zu beobachten ist (vergl. Textfigur 187, p. 892).

2. Entstehung der inneren Längsgefässe. Im Anschluss an diese Darstellung von der Entwickelung der inneren Quergefässe der Monascidien und der Flimmerreifen der *Clavelina* möchte ich einige Bemerkungen über die Entstehung der inneren Längsgefässe vortragen, ohne allerdings eine eingehende und erschöpfende Behandlung dieser Frage geben zu wollen. Ich habe bereits in einem früheren Abschnitt dieses Werkes (p. 408, 414 u. fg.) beschrieben, dass die inneren Längsgefässe, ganz ähnlich wie die Quergefässe, auf zwei verschiedene Weisen entstehen können: einmal als einfache, die ganze Kiemenlänge continuirlich durchziehende Längsfaltungen der longitudinalen Interspiracularzonen des Entodermepithels und zweitens durch Zusammenfliessen einer Reihe getrennt voneinander entstehenden **T**förmigen Entodermerhebungen.

Neuere Untersuchungen haben, wie ich selbst schon seit langer Zeit betont hatte, den Nachweis erbracht, dass ein scharfer Gegensatz zwischen beiden Bildungsarten nicht besteht; ja es ist überhaupt zweifelhaft geworden, ob irgendwo ein inneres Längsgefäss, das sich durch den ganzen Kiemendarm oder über einen erheblichen Theil seiner Länge erstreckt, aus einer einzigen continuirlichen Faltung des entodermalen Kiemendarmepithels hervorgeht. Dass dies sehr wohl möglich ist, wird sich nicht bestreiten lassen, und ich möchte vielleicht auch jetzt noch, solange das Gegentheil nicht erwiesen ist, als ein Beispiel für die innere Längsgefässbildung aus einer einheitlichen Längsfalte auf die Botrylliden hinweisen (vergl. Fig. 96*B* p. 409). Bei den durch Knospung entstandenen Thieren bilden sich die einzelnen Kiemenspalten als kleine, selbstständige Perfo-

rationen, und da ist die Möglichkeit für das Auftreten langer Falten zwischen den Spalten sehr wohl gegeben. Bei dem aus dem befruchteten Ei entstandenen Oozooid treten aber lange, durch die ganze Kiemenbreite reichende Spaltenschlitze auf, und die inneren Längsgefässe, die diese überbrücken, können dann nicht mehr als continuirliche Falten entstehen, sondern müssen sich auf die zweite Art bilden (Fig. 2, Taf. XI). Schon daraus würde sich ergeben, dass auf die eine oder andere Bildungsweise eines Gefässes nicht allzu grosses Gewicht gelegt werden kann.

Besonders wichtig sind die Untersuchungen von Selys-Longchamps und Damas an *Molgula ampulloides*. Hier beginnt die Bildung der Längsgefässe (barres longitudinales) sehr früh, wenn die primären Protostigmata sich in die secundären theilen. Diese ersten Gefässe entstehen mindestens aus zwei gesonderten, hintereinander gelegenen Einfaltungen des Kiemenentoderms, die stets von dem Quersinus entspringen, zunächst frei über die Querspalten hinwegwachsen und nachträglich zu einem Gefäss sich vereinigen. Nach einiger Zeit sind 6 primäre Längsgefässe entstanden, deren Lage ganz fest bestimmt erscheint: jedes Gefäss zieht über die Mitte aller in einer Längsreihe hintereinander liegenden Sichelspalten oder der aus diesen entstandenen Doppelspiralen hinweg, und nur die dorsalen Spalten werden von keinem Längsgefäss überdeckt (Textfig. 188, p. 895). Diese sechs ersten Gefässe treten nacheinander in gesetzmässiger Reihenfolge auf. Die räumliche und zeitliche Aufeinanderfolge decken sich nicht, denn die ältesten Gefässe liegen mehr in der Mitte, dorsal und ventral von jüngeren eingeschlossen, wie die folgende kleine Tabelle ergiebt:

Reihenfolge der Lage der Gefässe von der Dorsalseite aus	1	2	3	4	5	6
Reihenfolge des zeitlichen Auftretens. Altersreihe	V	IV	II	III	I	VI

Die zahlreichen später auftretenden Längsgefässe entstehen im engsten Zusammenhange mit den 6 primären und bilden sich alle aus vielen T förmigen hintereinander liegenden Stücken, deren längsverlaufende Röhrentheile miteinander verwachsen und die Kiemenspalten überbrücken. So entsteht an den Stellen, an welchen anfänglich immer nur ein Längsgefäss lag, ein ganzes Bündel (côtes longitudinales von Selys und Damas). An den gleichen Stellen faltet sich schliesslich auch noch die gesammte Kiemenwandung in regelmässiger Weise ein, so dass die bekannten Längsfalten der Kieme (p. 436) zu Stande kommen.

Ebenso wie bei den Molguliden entstehen bei den Ascidiiden die einzelnen inneren Längsgefässe aus zahlreichen hintereinander liegenden T förmigen Einzelstücken, die an verschiedenen Quersinus entspringen und erst nachträglich sich vereinigen. Eine bestimmte Altersfolge der durch die ganze Kiemenlänge hinziehenden, parallel verlaufenden Gefässe ist

nicht constatirt worden. Die neuen und jüngsten Gefässe bilden sich vorwiegend am ventralen und vielleicht in noch reicherer Zahl am dorsalen Kiemenrand; aber auch in der Mitte, zwischen den alten Längsgefässen, entstehen gelegentlich neue. Für eine Species wird wohl auch die Art und Weise, wie und wo die inneren Längsgefässe auftreten, abgesehen von unwesentlichen individuellen Verschiedenheiten, ziemlich constant sein. Aber es scheinen allgemein gültige Gesetzmässigkeiten nicht zu bestehen.

Lahille hatte versucht, die beiden oben erwähnten Modi der Längsgefässbildung als ein oberstes Eintheilungsprincip zu verwerthen. Nach seiner Ansicht sollten auf die erste Art und Weise die „côtes longitudinales" der Stolidobranchiaten (Botryllidae, Polystyelidae, Molgulidae, Cynthiidae) entstehen, auf die zweite aber die als „sinus anastomotiques longitudinaux" bezeichneten Längsgefässe der Phlebobranchiata (Ascidiidae). Da niemals beide Arten Gefässe in der Kieme eines Thieres nebeneinander vorkommen und nah verwandte Ascidien stets dieselben Gefässe tragen, ergäbe sich die hohe systematische Bedeutung dieser Organe.

Gegen diese Auffassung habe ich mich an den oben angeführten Stellen dieses Buches mit Nachdruck gewendet und meines Erachtens den Nachweis geführt, dass es ungerechtfertigt ist, die beiden Gruppen der Phlebobranchiata und Stolidobranchiata lediglich auf Grund von bestimmten Verschiedenheiten der Längsgefässe aufzustellen. In dem soeben erschienenen wichtigen Werk „Die Tunicaten der Siboga-Expedition" hat ein so erfahrener Systematiker wie Sluiter meine Argumentation bekämpft und als unzutreffend dargestellt, und ich halte es daher für geboten, auf diese Frage hier noch einmal einzugehen. In den vier Jahren, die seit der Niederschrift meiner früheren Darlegungen verflossen sind, habe ich Thatsachen kennen gelernt, die nur geeignet sein können, meine alte Auffassung zu bekräftigen, dass nämlich zwischen den beiden von Lahille unterschiedenen Arten Längsgefässen ein durchgreifender Unterschied nicht besteht, und dass daher daraufhin nicht Gruppen gegründet werden können, die über den Familien stehen und zum Theil mehrere solche vereinigen. Sluiter giebt das erstere unumwunden zu, denn er sagt nunmehr: „Ich kann jedenfalls Seeliger nur beistimmen, wenn er hervorhebt, dass eine scharfe Grenze zwischen den beiden Entstehungsweisen der Längsgefässe nicht zu ziehen ist". Andererseits lässt sich auch im voll entwickelten Thier nicht erkennen, ob das ausgebildete Längsgefäss auf die eine oder andere Weise entstanden ist. Die Gefässe der *Molgula* galten als typische Beispiele für die oben als erste erwähnte Entstehungsart aus continuirlichen Längsfalten des Entoderms, also als typisch für die Kieme der Stolidobranchiaten. Die bereits oben genannten sorgfältigen und zweifellos zuverlässigen Beobachtungen von Selys-Longchamps und Damas haben aber überzeugend gelehrt, dass schon die ersten Längsgefässe und auch die späteren bei *Molgula ampulloides* genau so

entstehen wie bei den Ascidiiden, nämlich nach dem oben an zweiter Stelle beschriebenen Typus. Die Gefässe bilden sich aus einer grösseren oder geringeren Zahl ganz getrennt, aber an bestimmten Stellen der Quergefässe auftretenden **T**förmigen Erhebungen, die sich miteinander verbinden, und die beiden Autoren kommen zu dem Schluss „que les barres longitudinales groupées ou non des Molgulides sont homologues aux formations de même nom de la branchie des Phallusiadés". Danach muss ich es für unzutreffend halten, wenn Sluiter behauptet, dass, wenn auch keine scharfe Grenze zwischen den beiden Entstehungsweisen der Längsgefässe zu ziehen sei, der eine oder der andere Bildungsmodus doch wenigstens im Grossen und Ganzen für die Phlebobranchiaten und Stolidobranchiaten so ziemlich allgemein gültige Merkmale sind, wenn auch mehrere Ausnahmen vorkommen. Solcher Ausnahmen giebt es nicht nur mehrere, sondern sie sind ganz allgemein, und bei den Molguliden hat es sich gezeigt, dass die Längsgefässe ganz anders entstehen, als man früher angenommen hat. Für Botrylliden und Polystyeliden sind mir genauere neue Angaben über das Auftreten und die Entwickelung der inneren Längsgefässe nicht bekannt, aber vielleicht erweist es sich auch hier so wie bei *Molgula*, dass nämlich die meisten oder alle Längsgefässe nach dem Typus der Phlebobranchiaten sich bilden.

Die Ascidien, denen die Längsgefässe völlig fehlen, hatte Lahille als Ordnung der Aplusobranchiata bezeichnet. Sluiter's Ordnung oder Unterordnung der Merosomata stimmt mit dieser fast ganz überein, nur dass alle socialen Ascidien entfernt und in einer besonderen Unterordnung angeführt werden. Ich hatte oben (p. 416) erklärt, dass es mir zweifelhaft erscheine, ob die merosomen und holosomen Ascidien Sluiter's in der That zwei natürliche, auf Blutsverwandtschaft der betreffenden Gattungen begründete Ordnungen sind, und hatte mich ferner dagegen erklärt, dass nach Lahille's Vorgang lediglich das Fehlen oder Vorhandensein von Längsgefässen als oberstes Eintheilungsprincip gelten möchte. Einer ganzen Anzahl allgemein und mit Recht zu den Ascidiiden (Holosomata, Phlebobranchiata) gestellten Species fehlen die inneren Längsgefässe vollkommen, und hätten die inneren Längsgefässe wirklich die Bedeutung, die ihnen von gewisser Seite zugesprochen wird, so müsste, wie ich bemerkte, z. B. die *Ascidiella lutaria* nicht nur aus der Gattung *Ascidiella* und aus der Familie der Ascidiidae entfernt werden, sondern sie wäre auch aus der Ordnung der Phlebobranchiaten zu streichen und zu den Aplusobranchiaten (Merosomata) zu stellen. Sluiter lässt diesen meinen Standpunkt nicht gelten. Er hält den Mangel der inneren Längsgefässe bei gewissen zu den Ascidiiden gestellten Formen für das Ergebniss einer nachträglich aufgetretenen Rückbildung und knüpft daran die folgenden Bemerkungen: „Diese Ausnahmen sind aber wohl ohne Zweifel grösstentheils so aufzufassen, dass secundär die Längsgefässe (*Ascidiella lutaria, Hypobythius* [?] etc.) rückgebildet sind, und dann kann ein derartiges Fehlen bei ganz vereinzelten erwachsenen Formen

(ob sie vielleicht embryonal noch auftreten, ist unbekannt) doch niemals als Beweis angeführt werden, dass die Gruppenaufstellung dadurch hinfällig wird. Das wäre nur dann der Fall, wenn wir ein künstliches System aufstellen wollten, aber bei dem Versuche der Aufstellung natürlicher Gruppen kommt es doch öfters vor, dass schliesslich auch nicht ein einziges typisches Kennzeichen für alle Glieder der Gruppe mehr zutrifft, obgleich wir an ihrer phylogenetischen Verwandtschaft dennoch gar nicht zweifeln, wenn uns nur genügende Uebergangsformen zur Verfügung stehen".

Ich stimme diesen Erwägungen Sluiter's fast ganz zu, glaube aber, dass sie den Kernpunkt der in Rede stehenden Controverse gar nicht treffen. Dass manche der jetzt der inneren Längsgefässe entbehrenden Ascidiiden von solchen Formen abstammen, die diese Gefässe einstmals besassen, halte auch ich für sehr wahrscheinlich, obwohl bisher Beweise für eine solche Rückbildung nicht vorliegen. Für einige Species aber (*Corellascidia*, *Hypobythius*, *Agnesia*) sehe ich keinen Grund zu einer solchen Annahme, und der Mangel der inneren Längsgefässe könnte ein ursprünglicher sein.

Wie dem aber auch sei, so bleibt es schlechterdings unerklärlich und unverständlich, dass das nach Lahille einzige Merkmal, das eine Ordnung oder Unterordnung charakterisiren soll, allein schwinden könne, während alle anderen Gattungs- und selbst Artmerkmale erhalten bleiben. Es ist mir natürlich wie jedermann bekannt, dass es Thiergruppen giebt, deren typische Merkmale nicht auf alle Species oder Gattungen zutreffen, und dass zuweilen auch kein einziges typisches Merkmal mehr aufgestellt werden kann, das auf sämmtliche Arten der Gruppe passt. Bei den hier in Frage stehenden Ascidien handelt es sich aber darum, dass das einzige charakteristische Gruppenmerkmal, das Lahille genannt hat, nicht mehr zutrifft, und zwar nicht nur ausnahmsweise, sondern (die Art der Längsgefässe bei *Molgula*) vielleicht bei allen Gattungen und Arten einer oder mehrerer Familien. Lahille's Aplusobranchiata sind lediglich durch das Fehlen der inneren Längsgefässe gekennzeichnet, die beiden anderen Gruppen lediglich durch das Vorhandensein von zwei verschiedenen Arten von Längsgefässen. Wenn nun der Nachweis geführt ist, dass die angeblich verschiedenen Gefässe in diesen beiden letzten Gruppen durchaus nicht verschieden sind, sondern sich völlig gleichen, ergiebt sich als der einzig zulässige Schluss der, dass diese beiden Gruppen im Sinne Lahille's als natürliche, den Verwandtschaftsbeziehungen der Ascidiengattungen entsprechende Abtheilungen nicht länger aufrecht erhalten werden können. Nur dann wäre dies statthaft, wenn es sich herausstellte, dass andere scharf zu unterscheidende Merkmale, denen eine wichtige phylogenetische Bedeutung zukommt, in dieser und jener Gruppe vorhanden sind. Einen solchen Nachweis habe ich bisher nirgends gefunden, und auch in den neuesten systematischen Werken, in denen die Stolidobranchiata und Phlebobranchiata als Unterordnungen oder Gruppen von ähnlichem Werthe beibehalten sind, werden diese Namen den einzelnen

Capiteln einfach vorgesetzt, ohne dass in einer begleitenden Diagnose klargelegt wird, welche Merkmale diesen grossen Gruppen zukommen. Es scheint mir daher, dass eine Verständigung so lange unmöglich sein muss, als diese Autoren nicht klar zum Ausdruck bringen, wie diese Gruppen zu definiren sind.

Was endlich das Fehlen innerer Längsgefässe bei einer Anzahl zu den Ascidiiden (Phlebobranchiata) gehörenden Formen anbelangt, so beurtheile ich diese Fälle anders, als es Sluiter thut. Wie erwähnt, stimme ich mit Sluiter zwar darin überein, dass dieses Fehlen bei manchen Arten darauf zurückzuführen ist, dass secundär Rückbildung eintrat, aber ich ziehe aus diesem Vorkommen einen anderen Schluss. Steht man auf dem Standpunkte Lahille's, so bedeutet der Verlust der Längsgefässe das Schwinden des einzigen ausschlaggebenden Merkmals einer ganzen Ordnung, eines phylogenetisch sehr alten und bedeutungsvollen Merkmals, dessen erstes Auftreten in der Stammesgeschichte der Ascidien zur Gründung einer neuen Ordnung geführt hat. Ein solches Merkmal muss ausserordentlich zäh und stabil erscheinen, während alle anderen Eigenthümlichkeiten, die den Gattungen und Arten zukommen, leichter wechseln und variiren. Es giebt allerdings im Thierreich genug Beispiele dafür, dass bei manchen Arten auch solche alte Gruppenmerkmale gänzlich wieder verschwinden (z. B. parasitäre Crustaceen, Würmer u. s. w.). Tritt das ein, so erfährt die gesammte Organisation des Thieres tiefgreifende Veränderungen.

Betrachtet man aber demgegenüber die Gattung *Ascidiella* (vergl. oben, p. 414), so findet man, wie Roule nachgewiesen hat, dass bei *Asc. lutaria* die inneren Längsgefässe regelmässig fehlen, ohne dass die übrigen Gattungsmerkmale wesentlich verändert wären. Und bei *Asc. scabra* und *cristata* hat der Verlust der inneren Längsgefässe lediglich die Bedeutung einer individuellen Variation, denn die Nachkommen desselben Mutterthieres verhalten sich verschieden: die einen bilden in normaler Weise die Gefässe aus, die andern nicht. Dass eine so weitgehende Variabilität vorkommen könnte, wenn die inneren Längsgefässe die hohe systematische und phylogenetische Bedeutung besässen, die ihnen Lahille zuschreibt, halte ich für durchaus ausgeschlossen. Ich bin daher der Ansicht, dass allein auf Grund des Vorkommens oder Fehlens und der Beschaffenheit der inneren Längsgefässe ein natürliches System der Ascidien sich nicht aufbauen lässt, und dass die Versuche, die von diesem Gesichtspunkte ausgehen, in der That nur zu einem künstlichen System führen.

IV.

Unter den Entwickelungsvorgängen, die den Kiemendarm betreffen, ist die Bildung der Kiemenspalten zweifellos einer der wichtigsten Processe. Zwar fanden wir bereits manche Synascidienembryonen und viele freischwimmende Larven mit zahlreichen Spalten und mehreren

Spaltenreihen augestattet, doch wurden bisher über die Bildungsweise der Spiracula und besonders über das gesetzmässige Auftreten aller späteren Perforationen keine genaueren Angaben vorgetragen. Nur der Durchbruch des ersten oder der beiden ersten Spaltenpaare musste erwähnt werden (p. 808 u. fg.), da er sich wohl immer spätestens bei der freischwimmenden Larve oder bei deren Festsetzung vollzieht. Bei allen Ascidienlarven fanden wir ein mehr oder minder rasch vorübergehendes Stadium, auf dem jederseits im Kiemendarm 2 Spalten durchgebrochen sind. Bei den Monascidien wird dieses Stadium der Kiemenentwickelung zumeist erst von der festsitzenden Larve vollkommen erreicht und besteht hier eine verhältnissmässig längere Zeit hindurch. Bei den Synascidien zeigen gewöhnlich die älteren Embryonen schon zahlreichere Spiracula, und zwei Spaltenpaare finden sich dann nur rasch vorübergehend, so dass dieses frühe Stadium häufig nicht leicht zu beobachten ist, und bei zahlreichen Synascidienembryonen ist es überhaupt noch nicht aufgefunden worden. Es mag immerhin der Fall sein, dass bei diesen letzteren in der That gleich von allem Anfang an gleichzeitig jederseits mehr als zwei Spiracula durchbrechen.

Ich habe auch bereits oben (p. 810) angedeutet, dass diesem Stadium mit zwei Spaltenpaaren zuweilen ein solches vorangeht, das jederseits nur durch ein einziges Spiraculum gekennzeichnet ist. So viel mir bekannt, persistirt nur der Kiemendarm von *Didemnum niveum* etwas längere Zeit auf einer solchen Ausbildungsstufe (Salensky), während in allen anderen Fällen das zweite Spaltenpaar sehr bald nach dem ersten sich bildet. Darauf lassen, wie oben erwähnt wurde, die Abbildungen schliessen, die Julin von *Ciona*-Larven gegeben hat, und auch nach P. J. Van Beneden entsteht bei *Molgula ampulloides* und nach Lacaze-Duthiers bei *Molgula roscovita* jederseits zuerst die vordere und erst kurz darauf die hintere Spalte. Ich glaube wenigstens mit Selys und Damas, dass hier die zuerst aufgetretene Spalte zur vorderen, und nicht zur hinteren wird. Anders soll sich allerdings *Phallusia* (*Ascidiella*) *scabroides* verhalten, bei der nach Ed. Van Beneden und Julin die grössere und ältere Spalte hinter der jüngeren liegt.

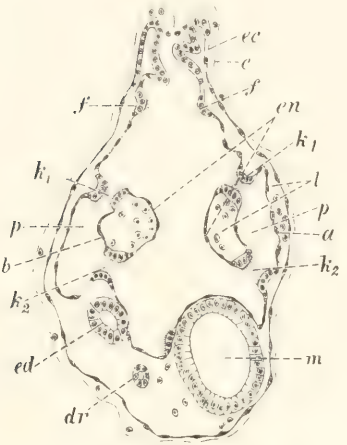
Wie es scheint, völlig oder fast völlig gleichzeitig erfolgt das Auftreten der beiden ersten Spaltenpaare, wie schon Krohn für *Phallusia mammillata* beobachtete, bei *Molgula macrosiphonica* nach Kupffer, *M. Manhattensis* und *Ciona**) nach Willey (1894, 1901). *Ciona*, *Ascidiella*, *Corella* nach Selys**). Zuweilen entwickeln sich die linke und rechte Kiemenhälfte nicht ganz gleichmässig, wie ich es schon für *Clavelina*

*) In seiner ersten Untersuchung (1893) hatte Willey angenommen, dass die beiden ersten Spalten der *Ciona*-Kieme auf jeder Seite durch Theilung einer ursprünglichen entstanden seien. Auf diese Auffassung, die er später aber wieder aufgegeben zu haben scheint, werde ich weiter unten (p. 884) noch näher eingehen müssen.

**) Allerdings hält es Selys-Longchamps (1901) für nicht unwahrscheinlich, dass in manchen Fällen die vordere Spalte kurze Zeit vor der hinteren auftritt.

beobachtet habe, obwohl es mir da bald die eine, bald die andere Seite zu sein schien, die in der Spaltenbildung etwas vorauseilte. Bei *Molgula roscovita* bleibt ziemlich häufig die linke Kiemenhälfte ein wenig zurück, und Lacaze-Duthiers fand hier gelegentlich nur eine Spalte, während rechts bereits zwei vorhanden waren. Auch bei *Molgula ampulloides* entwickelt sich die Kieme auf der rechten Seite etwas rascher (Selys und Damas), während bei *Ascidiella scabroides* umgekehrt die linke vorauseilt (Selys).

Fig. 181.



Frontaler Längsschnitt durch eine festsitzende junge *Ciona intestinalis* mit zwei Kiemenspaltenpaaren (entsprechend Textfig. 84, p. 375). $^{230}/_{1}$. *a* = Aussenwand der Peribranchialräume; *b* = Innenwand derselben; *c* = Aeusserer Cellulosemantel; *dr* = Canal der darmumspinnenden Drüse; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *ed* = Enddarm; *en* = Entoderm des Kiemendarms; *f* = Flimmerbogen; k_1 u. k_2 = Vordere und hintere Kiemenspalte; *l* = Primäre Leibeshöhle; *m* = Magen; *p* = Peribranchialräume.

So finden wir also bei den Embryonen oder Larven fast aller Monascidien zu einer bestimmten Zeit jederseits zwei Kiemenspalten geöffnet: ein vorderes und ein hinteres Paar. Auf frontalen Längsschnitten erhält man dann, besonders wenn die Spalten etwas stärker quer gestreckt sind, ganz charakteristische Bilder. Das Entoderm des Kiemendarms faltet sich zumeist zwischen den beiden Spalten mehr oder weniger tief ringförmig ein und bildet bei zahlreichen Ascidien an dieser Stelle den ersten Flimmerreifen oder das älteste innere Quergefäss (vergl. oben, p. 855). So wie beim ersten Beginn der Spaltenbildung (p. 808), stehen häufig auch noch in älteren Larven die hier vom flimmernden Cylinderepithel gebildeten Rahmen der Spalten nicht genau parallel zur Oberfläche, und es kann daher bei Flächenansicht des ganzen Präparates ein oder die andere Kiemenspalte vollkommen verdeckt sein und leicht übersehen werden (Textfig. 181). So haben auch Van Beneden und Julin (1884) bei einem *Clavelina*-Embryo nur eine Reihe von Spalten statt zweier gesehen.

Ein Stadium mit zwei Kiemenspaltenpaaren durchlaufen vielleicht alle Ascidienlarven, aber von diesem an weicht die Entwickelung des Kiemenkorbes nach zwei ganz verschiedenen Richtungen auseinander. Der eine Entwickelungstypus ist dadurch gekennzeichnet, dass jede definitive Kiemenspalte als selbstständige Perforation auftritt und daher von den älteren, bereits vorhandenen Spiraculis völlig unabhängig ist. Der andere Typus ist im Gegentheil dadurch ausgezeichnet, dass nur eine sehr geringe Zahl selbstständiger Perforationen auftritt, und dass die definitiven Spalten durch Theilung und Abschnürung von diesen wenigen ursprüng-

lichen aus sich bilden. Gemeinsam aber ist für beide Typen und allgemeingültig bei der Bildung jeder Kiemenspalte, dass niemals ein Stück der Kiemenwand resorbirt wird und degenerirt, dass also niemals die Spaltenbildung mit einem Substanzverlust verbunden ist, wie dies bei flüchtiger Betrachtung als leicht möglich erscheinen könnte. Die Bildung der Spalten erfolgt vielmehr stets in der bereits oben (p. 808) angedeuteten Weise. Die innere Peribranchialwand verlöthet an einer zunächst sehr kleinen, gewöhnlich kreisförmigen Stelle mit dem Kiemendarmepithel. Bald darauf erfolgt im Centrum dieser Stelle der Durchbruch eines äusserst feinen Canals, indem hier die Zellverbindung sich lockert und die einzelnen Elemente peripher auseinander weichen. Im Umkreise der Perforation gehen die beiden verlötheten Epithelien continuirlich ineinander über und bilden den bewimperten Rand der Kiemenspalte (Textfigur 181). Es scheint, dass diese Wimperzellen zum grössten Theil, in manchen Spalten vielleicht sämmtlich, aus dem Entoderm des Kiemendarmepithels stammen. Auch wenn die Spalten sich vergrössern und durch die ganze Breite des Kiemendarms erstrecken, werden niemals Zellen der Epithelien abgestossen oder resorbirt, sondern es dehnt sich lediglich der die Spalte wie ein Rahmen umgebende Rand aus, indem er die benachbarten flachen Epithelzellen zum Theil vor sich herschiebt, zum Theil, nachdem sie sich histologisch verändert haben, in sich aufnimmt.

Wie bereits Grobben (Doliolum und sein Generationswechsel, 1881) für *Doliolum* festgestellt hat und wie oben (p. 400) für die Ascidien beschrieben wurde, finden sich häufig an den Längsseiten der Kiemenspalten eigenartig differenzirte, ziemlich regelmässig in Längs- und Querreihen angeordnete Zellen, während an den schmalen Enden mehr indifferente Elemente in mehr oder minder unregelmässiger Stellung vorkommen. Diese letzteren können sich theilen und bei der Vergrösserung der Spalten allmählich zu den mit stäbchenförmigen Kernen versehenen Zellplatten der seitlichen Spaltenränder verwandeln; sie bilden also gleichsam eine fest bestimmte Wachsthumszone. Die bereits speciell differenzirten Zellen scheinen sich nicht mehr zu theilen und tragen zur Vergrösserung der Spalten nur dadurch bei, dass sie sich mehr in die Länge strecken.

1. Nach dem **ersten Typus,** d. h. als selbstständige, voneinander unabhängige Perforationen entstehen die Kiemenspalten der Larven fast sämmtlicher Synascidien, *Botryllus* und *Thylacium* ausgenommen, und ebenso entwickeln sich in dieser Weise die Spiracula aller Ascidienknospen, auch bei den Arten, deren Larven einen abweichenden Bildungsmodus aufweisen. In vielen Fällen (vergl. Textfig. 163, p. 783) treten nahezu gleichzeitig bereits in den Embryonen und freischwimmenden Larven sehr zahlreiche Spiracula auf, die jederseits selbst in vier Querreihen angeordnet sein können. Zumeist, wenn freilich auch nicht immer, sind dann alle Spalten nahezu gleich gross: und wenn bei zunehmender

Grösse des Thieres die Zahl der Spiracula wächst, scheinen diese vorwiegend an den ventralen Enden der Spaltenreihen aufzutreten. Allerdings können sich auch neue Spalten als intercalare zwischen die älteren einschieben, doch dürfte das wohl zumeist weniger häufig vorkommen als die Neubildung an der Ventralseite. Endlich treten neue Spalten auch an den dorsalen Enden der Reihen auf. Die oben (p. 381) mitgetheilten Thatsachen über die Grösse der Kiemenspalten werden in vielen Fällen gestatten, auf die Reihenfolge des Auftretens zu schliessen, da die kleinsten Spiracula fast immer auch die jüngsten sein dürften. So scheint z. B. bei *Distaplia Vallii* die Neubildung der Spalten auch am Dorsalende einer jeden Reihe in recht lebhafter Weise vor sich zu gehen, so dass sich auf diese Weise die an beiden Reihenenden abnehmende Grösse der Spiracula erklären möchte. Bei *Clavelina* und sicher auch bei vielen anderen Ascidien erfolgt die Vermehrung der Kiemenspalten in jeder Reihe auf alle drei Arten gleichzeitig, indem nicht nur am ventralen Ende, sondern auch dorsal und mitten zwischen den alten Spiraculis neue auftreten.

So wie die einzelnen Spalten vorwiegend an den Enden der einzelnen Reihen auftreten, scheinen auch die neuen Kiemenspaltenreihen zumeist an der Peripherie des Kiemendarms vorn und hinten sich zu bilden, und vielleicht nur ausnahmsweise dürfte sich bei den Synascidien eine neue Spaltenreihe zwischen die bereits vorhandenen älteren einschieben. Doch muss an dieser Stelle ausdrücklich hervorgehoben werden, dass über das Auftreten der nach dem ersten Typus sich entwickelnden neuen Spalten und Spaltenreihen in der bisher vorliegenden Litteratur so gut wie gar keine Angaben zu finden sind. Nach Salensky liegt bei *Didemnum niveum* die zuerst entstandene Kiemenspalte später im ausgebildeten Thier am dorsalen Ende der ersten Reihe. Von den drei Spaltenreihen, die hier vorhanden sind, wird also die vorderste die älteste, die beiden hinteren werden die jüngeren sein müssen.

Besser bekannt, wenn auch freilich noch nicht genügend genau, ist die Spaltenbildung bei *Clavelina* durch Seeliger (1884). Die beiden ersten Spiracula liegen hier jederseits dorsal, und ein jedes zeigt den Beginn der Bildung einer Spaltenreihe an. Denn sehr bald, noch im Embryo, entsteht in rascher Folge ventral von jeder der vier ersten Spalten eine Anzahl neuer Spiracula, und so findet man in den festgesetzten Larven jederseits zwei Querreihen von etwa $^1/_2$ Dutzend Kiemenspalten, die von der dorsalen nach der ventralen Seite allmählich an Grösse abnehmen (Textfig. 85, p. 376, Fig. 6, Taf. XXVIII). So entsteht ein sehr merkwürdiges Jugendstadium der *Clavelina lepadiformis*, das bereits Milne-Edwards beobachtet, aber allerdings für eine neue Species gehalten und *Clavelina pumilio* benannt hatte. Weiterhin bleiben aber die beiden ältesten Spaltenpaare nicht am dorsalen Ende der Reihen liegen, denn ich habe auch dorsalwärts von den grössten Spiraculis noch kleinere angetroffen, die zweifellos auch jünger sein dürften. Nachdem die beiden ältesten Spaltenreihen durch einen Flimmerreifen sich voneinander ge-

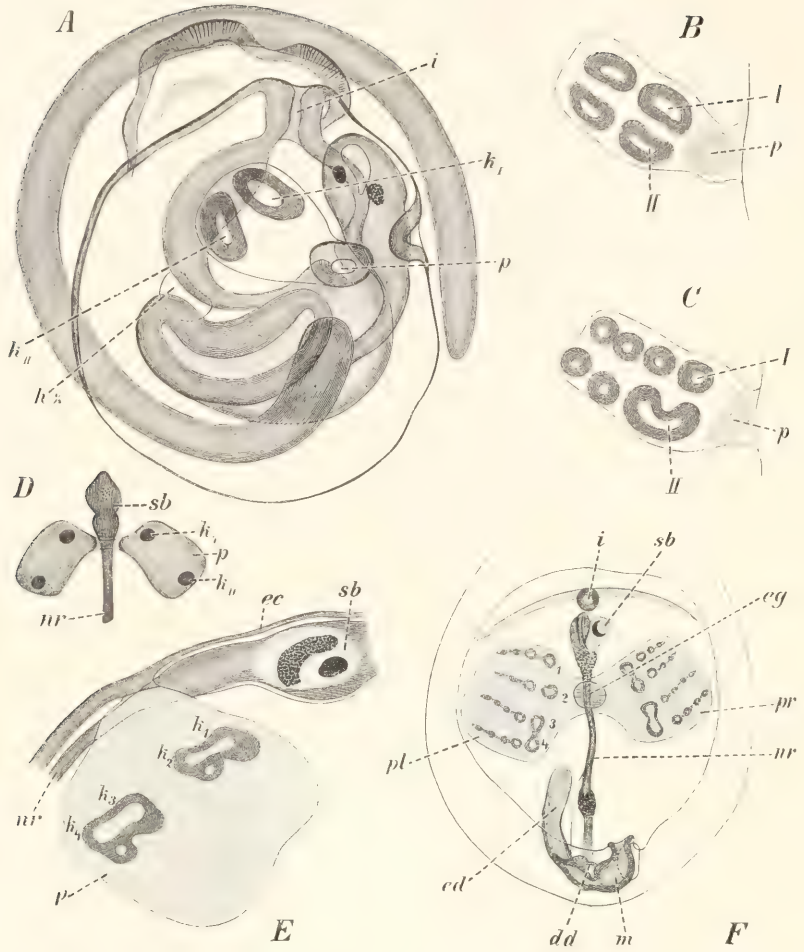
schieden haben, bilden sich vor der ersten und hinter der zweiten ziemlich gleichzeitig je eine neue Reihe, so dass ein vierreihiges Stadium erreicht ist. Die beiden jüngsten Reihen sondern sich von den beiden mittleren und älteren ebenfalls durch Flimmerreifen ab, und ein Uebergreifen von Kiemenspalten aus der einen Querzone in die andere wird dann unmöglich. Neue Kiemenspalten entstehen aber auf diesem Stadium nicht nur an den ventralen und dorsalen Enden der Reihen, sondern auch in der Mitte zwischen den älteren Spiraculis. 33 Tage nach der Festsetzung der Larve fand ich *Clavelina*-Exemplare, die bereits 8 Kiemenspaltenreihen zur Entwickelung gebracht hatten, doch fehlen mir genauere Beobachtungen über die Reihenfolge des Auftretens der Spalten und Spaltenreihen.

Die vorstehende und nachfolgende Beschreibung der letzten Stadien der Kiemenbildung war bereits druckfertig niedergeschrieben, als ich am 16. April 1904 die wichtige Untersuchung Julin's: „Recherches sur la phylogenèse des Tuniciers" erhielt, in der ein ganz anderer Standpunkt vertreten wird. Ich habe deshalb mein Manuscript zurückbehalten und die Frage der Kiemenspaltenbildung einer erneuten Untersuchung unterzogen. Das Material an älteren Embryonen und Larven und festsitzenden jugendlichen Solitärthieren, das mir zur Verfügung stand, war nur wenig umfangreich und nicht lückenlos, wohl aber besass ich zahlreiche sehr verschiedenalterige Knospen von *Clavelina* und *Perophora*, die mir gestatteten, die meines Erachtens wichtigste Controverse zur Entscheidung zu bringen. Diese besteht darin, dass Julin das Vorkommen des oben beschriebenen Bildungsmodus der Kiemenspalten überhaupt in Abrede stellt: „Or, mes recherches actuelles démontrent que ce second mode*) de formation des stigmates branchiaux n'existe pas". Bei den Embryonen und Larven sowohl, wie bei den Knospen der *Clavelina*, *Perophora* und *Distaplia*, bei denen Julin die Kiemenspaltenbildung untersucht hat, soll der Vorgang sich im Wesentlichen in der gleichen Weise abspielen, wie es weiter unten für die Larven der Ascidiiden, Cynthiiden und Molguliden beschrieben ist. Ich möchte aber gleich an dieser Stelle bemerken, dass Julin's Darstellung selbst den eben citirten Ausspruch nicht rechtfertigt, denn aus der Beschreibung geht unzweifelhaft hervor, dass vielfach die Kiemenspalten sich als selbstständige Perforationen bilden.

Julin leitet sämmtliche Kiemenspalten des Oozooids, das ist die aus dem befruchteten Ei entstandene Form, von nur zwei primären Spalten-

*) Diesen zweiten, nunmehr geleugneten Modus der Spaltenbildung definirt Julin selbst mit folgenden Worten: „L'autre (mode de formation) serait caractérisé par le fait que chaque stigmate d'une même rangée transversale se formerait par une petite perforation locale, autonome et distincte, des parois épithéliales branchiale et peribranchiale interne accolées".

Fig. 182.



A = Embryo der *Clavelina Rissoana*, von links gesehen. *B* = Linker Peribranchialraum eines etwas älteren Embryos. *C* = Dieselbe Region aus einem noch entwickelteren Embryo. *D* = Die Peribranchialregion eines Embryos von *Distaplia magnilarva* in Dorsalansicht. *E* = Rechter Peribranchialraum eines älteren *Distaplia*-Embryos. *F* = Noch weiter vorgerücktes Stadium in Dorsalansicht. (Nach Julin.)

dd = Darmumspinnende Drüse; *ec* = Ektoderm; *ed* = Enddarm; *eg* = Egestionsöffnung; *hz* = Herz; *i* = Ingestionsöffnung; k_I u. k_{II} = Die beiden primären Kiemenspaltenpaare; k_1, k_2, k_3, k_4 = Die vier ersten Kiemenspaltenpaare, durch Theilung der beiden ersten entstanden; *m* = Magen; *nr* = Nervenrohr; *p* = Peribranchialraum; *pl* u. *pr* = Linker und rechter Peribranchialraum; *sb* = Sinnesblase; *I* u. *II* = Die beiden ersten Kiemenspaltenreihen der *Clavelina*; *1, 2, 3, 4* = Die vier Spaltenreihen der *Distaplia*.

paaren ab, die er als wahre „fentes branchiales" bezeichnet (vgl. über diese und über die diesen gleichwerthigen primären Protostigmata von Selys und Damas weiter unten, p. 884). Auf jeder Seite liegen die beiden Spalten hintereinander, so dass ein vorderes und hinteres

Paar unterscheidbar ist; alle vier Perforationen entstehen nahezu gleichzeitig, und das Flimmerepithel, das sie umgrenzt, soll ausschliesslich von Entodermzellen gebildet werden.

Bei *Clavelina Rissoana* und *lepadiformis* sollen sich sämmtliche definitiven Spiracula des ausgebildeten Thieres durch Theilung und Abspaltung von diesen beiden primären Spaltenpaaren aus entwickeln, und zwar in einer Weise, die mit dem weiter unten beschriebenen zweiten Bildungsmodus, der schon lange für die Monascidien bekannt ist, vollkommen übereinstimmt. Die beiden ersten Perforationen, die jederseits auftreten, werden rasch zu ziemlich ansehnlichen Querspalten (Textfig. 182 *A*), die sich noch während der letzten Embryonalzeit zweimal quer theilen. So entstehen zunächst jederseits 4 Querspalten (Textfig. 182 *B*) und dann 8 rundliche Perforationen, die in zwei Querreihen hintereinander angeordnet sind (Textfig. 182 *C*). Ich finde dagegen, dass die 4 oder 5 rundlichen Kiemenspalten jeder Reihe sämmtlich als selbstständige und voneinander unabhängige Perforationen entstehen, und namentlich die von Julin so deutlich gezeichneten Stadien von 2 und 4 Spaltenpaaren (*A* u. *B*) enthielt mein Material nicht. Ich kann auch hier meine Bedenken nicht ganz unterdrücken, ob es überhaupt möglich ist, solche Bilder, wie sie die zuletzt angeführten Figuren zeigen, bei Seitenansicht des Embryos zu Gesicht zu bekommen. Wie ich bereits oben (p. 868) erwähnt habe, und wie auch Textfig. 168 (p. 809) zeigt, stehen die Spiracula der vorderen und hinteren Reihe bei den Embryonen und Larven der *Clavelina* und auch bei manchen anderen Ascidien fast senkrecht zueinander, und sie können daher nicht gleichzeitig als so umfangreiche Schlitze erscheinen, wie es die Abbildungen zeigen. Van Beneden und Julin hatten daher früher (1884) auch nur eine Spaltenreihe wahrgenommen. Ich bin demnach geneigt, Julin's Auffassung darauf zurückzuführen, dass die seitlichen Divertikel des Kiemendarms, an deren Grund die wahren Kiemenspalten liegen, und ein Theil der Peribranchialräume für die Kiemenspalten gehalten, diese selbst aber, die auf den ersten Stadien nur als winzige Durchbrechungen vorhanden sind, vollständig übersehen wurden.

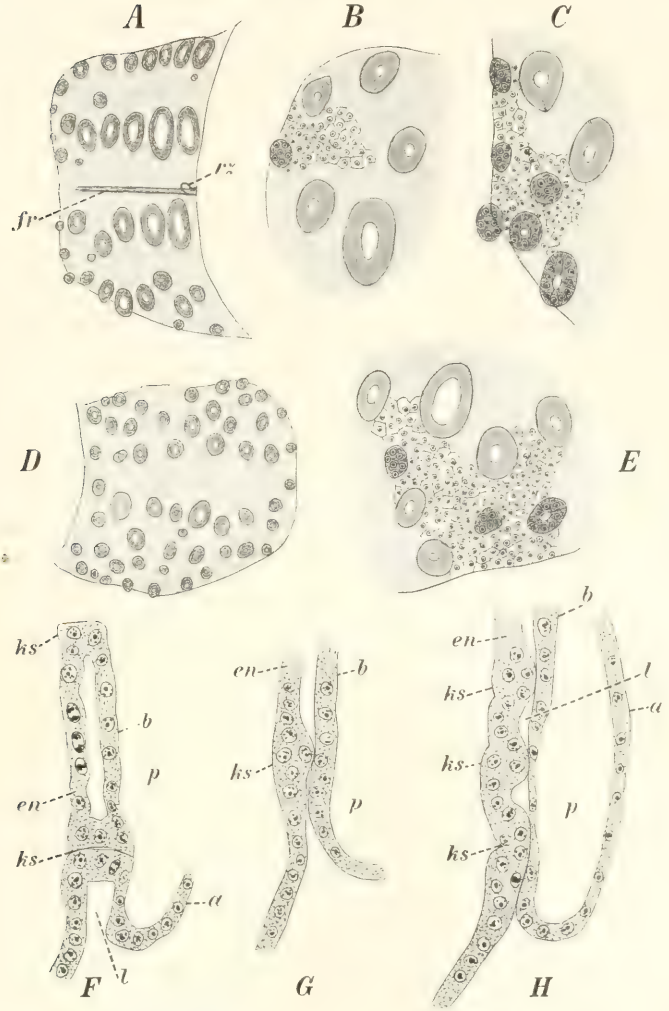
In zutreffender Weise lässt Julin die späteren Spalten in jeder Reihe — und zwar bei *Clavelina* ebenso wie bei *Distaplia* und *Perophora* — zunächst am ventralen Reihenende, dann aber auch dorsal und intercalar entstehen. Wenn Julin auch zugiebt, dass die Lumina aller späteren Spalten der beiden ersten Reihen niemals miteinander communiciren, so ist er doch der Ansicht, dass die Ränder der jüngeren Spalten als solide Zellhäufchen von den älteren Spaltenrändern sich abtrennen, und dass daher das Epithel aller Spiracula, an welcher Stelle des Kiemendarms diese auch immer liegen mögen, in letzter Instanz von dem der beiden primären Spaltenpaare sich abgeschnürt und abgezweigt habe. Das kann ich aber nicht bestätigen, und ich werde weiter unten beschreiben, wie einzelne Spiracula der *Clavelina*-Knospen als Perforationen

der an Ort und Stelle liegenden und nicht erst nachträglich dorthin verschobenen Zellgruppen entstehen, nachdem das Kiemendarmepithel und innere Peribranchialepithel an den entsprechenden Punkten miteinander verwachsen waren.

Die beiden ersten Spaltenreihen jeder Seite werden von Julin als „rangées transversales primitives" bezeichnet, und sie verwandeln sich dadurch in vier „rangées transversales secondaires", dass alle Spalten durch Quertheilung in zwei hintereinander liegende Stigmata zerfallen. Zuerst theilen sich die dorsal gelegenen Spalten, dann die noch kleinen jüngsten ventralen, so dass eine Zeitlang auf jeder Seite in der Mittelzone die zwei primitiven Querreihen bestehen, während ventral und dorsal bereits vier secundäre zu zählen sind. Bei den festsitzenden Larven der *Clavelina* habe ich die Entstehung des vierreihigen Stadiums aus dem zweireihigen einer erneuten Untersuchung nicht unterziehen können, da mir das betreffende Material fehlte. Wohl aber habe ich bei den Knospen die Bildung der vier ersten Kiemenspaltenreihen geprüft und hier in keinem Falle eine Theilung der Spalten angetroffen (vergl. unten, p. 876).

Bei den Embryonen der *Distaplia* und *Perophora* erfolgt nach Julin die Umbildung der beiden primären Spaltenpaare in etwas anderer Weise als bei *Clavelina*. Es theilen sich nämlich die beiden ersten Spalten jeder Seite (Textfig. 182 *D*) durch je eine transversal verlaufende Einschnürung in je 2 hintereinander und nicht nebeneinander liegende Spalten (Textfig. 182 *E*), die vier secundären Protostigmata der Monascidienlarven entsprechen sollen (siehe unten, p. 884). Aus jeder dieser 4 Spalten wird eine Spaltenreihe, indem ein Theil des verdickten Randepithels sich abschnürt und in der Mitte eine Perforation erhält. Die in einer Reihe nebeneinander liegenden Spaltenanlagen sind durch einen Querstreifen verdickten Kiemendarmepithels miteinander verbunden (Textfigur 182 *F*). Die Spalten jeder Reihe vermehren sich weiterhin so wie bei *Clavelina* zuerst am ventralen, dann am dorsalen Reihenende, und genau so wie bei dieser finden sich endlich jederseits vier Kiemenspaltenreihen. Bei *Clavelina* wird dieses Stadium erst lange Zeit nach der Festheftung erreicht, und es erfolgt später noch eine weitere Vermehrung der Reihenzahl; bei *Distaplia* und *Perophora* trägt bereits die freischwimmende Larve vier Reihen, und eine weitere Zunahme tritt nicht mehr ein. Meines Erachtens sind zweifellos die vier ersten Spaltenreihen der *Clavelina* denen der andern hier erwähnten Ascidien durchaus gleichwerthig, obwohl sie Julin dort als secundäre, bei *Distaplia* und *Perophora* als primitive Reihen bezeichnet. In der Voraussetzung, dass Julin's Angaben über die Art und Weise der Spaltenvermehrung zutreffend wären, lässt sich der Gegensatz zwischen *Clavelina* einerseits, *Perophora* und *Distaplia* andererseits darauf zurückführen, dass bei den letzteren die Quertheilung der Spalten, die zur Entstehung eines vierreihigen Stadiums führt, auf die frühe Entwickelungsstufe zurückverlegt erscheint, wenn erst zwei Spaltenpaare vorhanden sind, und dass dieser

Fig. 183.



Bildung der Kiemenspalten bei *Clavelina*-Knospen.

A Linker Peribranchialraum einer jungen Knospe, $^{144}/_{1}$; *B* Der vordere ventrale Theil; *C* Der hintere ventrale Abschnitt bei stärkerer Vergrösserung, $^{400}/_{1}$; *D* Rechter Peribranchialraum einer kleineren, aber mit zahlreicheren Spalten versehenen Knospe, $^{144}/_{1}$; *E* Hinterende stärker vergrössert, $^{400}/_{1}$; *F*, *G*, *H* Drei Schnitte durch das Hinterende des rechten Peribranchialraums einer gleichalterigen Knospe, $^{550}/_{1}$.

b = Innere Wand des Peribranchialraums; *en* = Entodermepithel des Kiemendarms; *fr* = Flimmerreifen; *ks* = Kiemenspalten, resp. Anlagen solcher; *l* = Leibeshöhle; *p* = Peribranchialraum; *rz* = Rückenzapfen.

Theilung die Bildung von Spaltenreihen erst folgt, während bei *Clavelina* zuerst die Reihenbildung und dann erst die Quertheilung eintreten soll. Ich bin daher der Meinung, dass die Unterscheidung von primitiven und

secundären Querreihen in dem von Julin definirten Sinne nicht ganz gerechtfertigt ist.

Obwohl die Entwickelungsvorgänge in den Knospen erst im folgenden XV. Capitel im Zusammenhang besprochen sind, möchte ich doch die Bildung der Kiemenspalten gleich an dieser Stelle behandeln, einmal, um zu der Auffassung Julin's sofort Stellung nehmen zu können, sodann auch, um für die Deutung der weiter unten beschriebenen embryonalen Vorgänge Vergleichsmaterial zu gewinnen.

Ich hatte, wie Kowalevsky, für die Ascidienknospen festgestellt, dass die Kiemenspalten als selbstständige Perforationen entstehen, nachdem die innere Peribranchialwand und das Kiemendarmepithel an zahlreichen Stellen miteinander sich innig verbunden haben. In Uebereinstimmung mit Julin finde ich jetzt, dass der Verklebung und Verwachsung der beiden Epithelien an den meisten Stellen die Bildung von entodermalen, buckelförmigen Aussackungen des Entoderms vorausgeht (Textfig. 183 *F*, *G*, *H*), in deren Centrum später die Kiemenspalte zum Durchbruch gelangt. Das Peribranchialepithel kann an diesen Stellen ganz flach bleiben, so dass sein Antheil bei der Bildung des flimmernden Spaltenrahmens kaum in Frage kommt. Es kommt sogar zuweilen vor, dass sich die äussere, dem Peribranchialepithel verbundene Seite der Entodermausbuchtung trichterförmig erweitert, und dass dann der ganze Spaltenrand vom Entoderm begrenzt wird. Besonders bemerkenswerth scheinen mir die Fälle zu sein, in denen die Kiemenspaltenbildung im Entoderm ausserhalb des Bereichs des Peribranchialraums, aber in dessen unmittelbarer Nachbarschaft beginnt. So sieht man in Textfigur 183 *C* eine runde Entodermausstülpung, die fast vollkommen ventral und hinter dem äussersten Rande des inneren Peribranchialepithels gelegen ist. Erst nachdem sich der Peribranchialraum vergrössert hat und sein Innenepithel die Entodermausbuchtung vollständig überwachsen hat, kann hier die Kiemenspalte zum Durchbruch gelangen.

Dieses Beispiel lehrt überzeugend, dass die einzelnen Kiemenspalten sich völlig unabhängig voneinander bilden, und ein Blick auf die Textfiguren 183 wird das ohne Weiteres noch für manche anderen Spaltenanlagen bestätigen, die von älteren Kiemenspalten weit entfernt liegen und als winzige Verdickungen des Entoderms eben erst hervortreten. Diese Ausbuchtungen sind an Ort und Stelle entstanden und nicht erst nachträglich dahin gelangt, wo sie jetzt liegen.

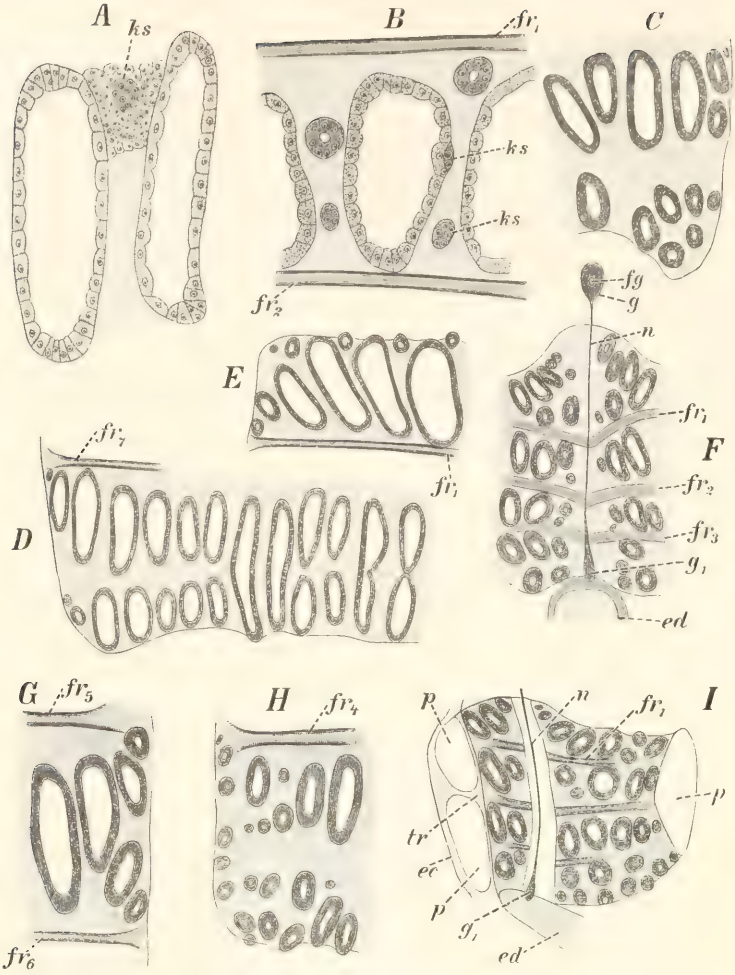
Mit dieser Bildungsweise ist es sehr wohl verträglich, dass an solchen Stellen des Kiemenkorbes, die in lebhaftem Wachsthum begriffen sind und in dichter Nachbarschaft zahlreichere Kiemenspalten zur Entwickelung bringen, eine grössere Zone des Kiemendarmepithels mehr oder minder gleichmässig verdickt erscheint und trotzdem mehrere völlig gesonderte Spaltenausstülpungen hervorbringt. Das erkennt man z. B. in Textfigur 183 *H*; aber schon in der nächsten Nähe (*G*) zeigt das Epithel

seine normale Dicke, ohne die Fähigkeit zur Spaltenbildung hier verloren zu haben.

Die Spiracula der vier ersten Reihen der durch Knospung entstandenen Blastozooide der *Clavelina* und alle Spalten der *Perophora*- und *Distaplia*-Knospen, die selbst im voll entwickelten Stadium nur 4 Reihen tragen, entstehen auch nach den Beobachtungen von Julin in der hier beschriebenen Art und Weise als selbstständige Perforationen. Der einzige wichtigere Unterschied zu meinen Befunden liegt darin, dass die einzelnen Spaltenanlagen einer jeden Reihe durch eine quer verlaufende, leistenförmige Verdickung des Entodermepithels miteinander verbunden sind. In diesen vier entodermalen Querströngen erst entstehen, wie schon Kowalevsky's Abbildungen zeigten, die scheibenförmigen Verdickungen und buckelförmigen Erhebungen, die später die Rahmen der einzelnen Spiracula bilden. Bei *Clavelina*-Knospen, die ich allerdings jetzt nicht mehr auf ganz frühen Bildungsstadien angetroffen habe, konnte ich diese reifenförmigen Verdickungen im Bereiche der Spaltenreihen nicht nachweisen, wenngleich ich gelegentlich grosse, unregelmässigere scheibenförmige Verdickungen sah, die mehrere Spaltenanlagen verbanden.

Als ein weiterer Unterschied ist mir der aufgefallen, dass in den von mir gesammelten *Clavelina*-Knospen die ersten Spiracula durchaus nicht in so regelmässigen Querreihen angeordnet waren, wie es nach Julin's Darstellung zu erwarten wäre. Ich habe keine Knospe gesehen, in der sämmtliche bereits vorhandenen Spalten genau in 4 Reihen gestanden hätten, sondern die Anordnung war zunächst mehr oder minder unregelmässig, und erst das Auftreten der inneren Quergefässe, der sog. Flimmerreifen, bedingte die ausgeprägte Reihenstellung. Häufig finden sich schon in ziemlich jungen Knospen verhältnissmässig sehr zahlreiche Spiracula. In unregelmässiger Vertheilung liegen sie im ganzen Bereich der Peribranchialräume, und nur eine mittlere Querzone ist auf jeder Seite von Perforationen frei. Das ist die Region, in der bald früher, bald später, der erste Flimmerreifen sich bildet. Zuweilen sind auf diesen jugendlichen Stadien die Kiemenspalten bereits so zahlreich aufgetreten, dass sie, wenn später die Anordnung in Querreihen sich vollzogen hat, nicht nur auf 4, sondern gleich auf 6 Reihen sich vertheilen. Ich möchte aber ausdrücklich hervorheben, dass dieses soeben erwähnte Verhalten nicht die Regel, sondern die Ausnahme bedeutet, und dass zumeist die Spiracula ganz allmählich erst in grösserer Zahl erscheinen und dann auch eine grössere Regelmässigkeit der Anordnung erkennen lassen. Aber auch in diesen Fällen beobachtet man leicht, dass, wenn drei Flimmerreifen aufgetreten und scheinbar nur vier Kiemenspaltenreihen vorhanden sind, vor der ersten und namentlich hinter der letzten Reihe bereits mehrere Spiracula durchgebrochen sind, die später zwei neuen Reihen, der ersten und sechsten, angehören und nicht in die bereits vorhandenen einbezogen werden (Textfig. 183 *A*—*E*, 184 *F*, *H*, *I*).

Fig. 184.



Kiemenspaltenbildung bei *Clavelina lepadiformis*.

A = Bildung einer intercalaren Spalte zwischen zwei alten. $^{300}/_{1}$. *B* = Intercalare Spaltenbildung aus der 2. Reihe einer Knospe mit 8 Spaltenreihen. $^{300}/_{1}$. *C* = Ventralende der 7. und 8., noch nicht vollständig gesonderten Spaltenreihe. $^{200}/_{1}$. *D* = Sonderung in die 8. und 9. Spaltenreihe. $^{108}/_{1}$. *E* Aus demselben Thier; Sonderung in die 1. und 2. Reihe. $^{108}/_{1}$. *F* = Jüngere Knospe in Dorsalansicht, nur die Perithoracalregion ist eingezeichnet worden. $^{108}/_{1}$. *G* = Ventralende der 6. rechten Kiemenspaltenreihe (dasselbe Individuum wie *C*). $^{200}/_{1}$. *H* = Ventralenden der beiden letzten (5. und 6.) Spaltenreihen. $^{200}/_{1}$. *I* = Kiemenkorb einer jüngeren Knospe von dorsal-rechts gesehen. $^{108}/_{1}$.

ec = Ektoderm; *ed* = Enddarm; *fg* = Flimmergrube; *fr* = Flimmerreifen, von vorn nach hinten zu entsprechend ihrer Stellung mit den aufeinander folgenden Zahlen bezeichnet; *g* = Ganglion; g_1 = Hintere gangliöse Anschwellung des Nervenstranges; *ks* = Kiemenspaltenanlage; *p* = Peribranchialraum; *n* = Dorsaler Nervenstrang; *tr* = Trabekel.

Während bei *Clavelina producta*, sowie bei *Distaplia* und *Perophora* nur 4 Spaltenreihen vorhanden sind, steigt die Reihenzahl bei *Clavelina lepadiformis* auf über ein Dutzend. Nach Julin soll die Vermehrung der Spaltenreihen dadurch zustande kommen, dass alle Spalten einer Reihe durch Quertheilung in zwei Spiracula zerfallen, und zwar geschieht diese Verdoppelung der Reihen in streng gesetzmässiger Aufeinanderfolge. Zuerst spaltet sich die 4., dann die 1. Reihe, so dass nunmehr 6 Reihen gebildet erscheinen. Dann verdoppeln sich zunächst wieder die 6. und hierauf die 1. und so weiter, immer nur abwechselnd die beiden äussersten Reihen, während alle mittleren ungetheilt bleiben. Es bilden sich also die neuen Reihen ausschliesslich am vordersten und hintersten Ende, und das stimmt vollkommen mit meinen Befunden überein, auf die ich bereits oben (p. 856) hinweisen musste, als ich ausführte, dass der zuerst entstandene, älteste Flimmerreifen in der Mitte des Kiemendarms liegen bleibt, während die neuen jüngeren immer nur vorn und hinten sich bilden.

Die neuen Kiemenspaltenreihen bei *Clavelina* treten aber nicht immer genau abwechselnd zuerst hinten und dann vorn auf, sondern bald eilt das hintere, bald auch das vordere Ende in der Entwickelung voran. Zu beachten ist auch, dass eine neue Reihe nicht in ihrer ganzen Länge gleichzeitig mit einem Mal erscheint, sondern fast immer differenzirt sie sich zuerst am dorsalen und ventralen Ende und erst später in der Mitte. An den beiden Enden einer Querreihe, dorsal und ventral, habe ich niemals eine typische Halbirung der schlitzförmigen Kiemenspalten, wie sie Julin erwähnt, angetroffen, sondern nur im mittleren Bereich der Spaltenreihen älterer Knospen sah ich Bilder, die auf Zweitheilungen hinweisen. Textfigur 184 *D* zeigt die Bildung der 8. und 9. Spaltenreihe, und es fällt sofort auf, dass einige der mittleren Spiracula eine ganz bedeutende Länge erreicht haben. Auch in den vorderen Reihen haben die Spalten eine starke Längsstreckung erfahren, und daher erscheint der ganze Kiemendarm auffallend gross. Die beiden letzten Spalten rechts zeigen Einschnürungen, die die Deutung nahe legen, dass es sich um verschieden weit vorgeschrittene Zweitheilungen handelt, und die beiden weiter links gelegenen Spaltenpaare scheinen aus solchen Halbirungen entstanden zu sein. Indessen möchte ich doch, da ich die fortlaufenden Entwickelungsstadien an lebenden Knospen nicht untersucht habe, die Frage aufwerfen, ob nicht vielleicht auch an der einen oder anderen Stelle die Entwickelung in umgekehrter Richtung verlaufen kann, und zwei von Anfang an getrennte Spiracula zu einer Spalte zusammenfliessen.

Eine solche Verschmelzung zweier getrennten Spalten zu einem Spiraculum ist allerdings bislang nicht beobachtet worden und scheint auch in Rücksicht auf die unausgesetzt zunehmende Zahl der Spalten nicht sehr wahrscheinlich zu sein. Führen aber die eben erwähnten Halbirungen der langgestreckten Spiracula thatsächlich zu einer Verdoppelung der Spaltenreihen, so unterschiede sich *Clavelina* in einer Beziehung nicht

unwesentlich von den Monascidien, bei denen in regelmässiger Weise die Verdoppelungen der Reihen durch Halbirungen aller Spalten erzielt werden. Bei diesen Monascidien entstehen gleichzeitig mit der Halbirung der Spalten parastigmatische Quergefässe, die sofort zu inneren Quergefässen werden und zwischen den Reihen verlaufen, sobald sich diese verdoppelt haben. Die Flimmerreifen der *Clavelina* entstehen unabhängig von den sich halbirenden Spalten, längere Zeit nachdem die Quertheilungen sich vollendet haben. Die die Spalten theilenden Brücken bleiben ganz im primären Kiemengerüst interspiracular liegen, ohne sich zunächst nach innen einzufalten. Daher kommt es, dass zweifellos nicht alle Halbirungen der Spalten zu einer Verdoppelung der Reihen führen. Niemals geschieht das in den mittleren Reihen, die bereits zwischen zwei Flimmerreifen eingeschlossen sind und sich überhaupt nicht mehr verdoppeln. Theilt sich hier eine Spalte, so verschieben sich die beiden Hälften gegeneinander und vergrössern sich, bis sie wieder die volle Länge erreicht haben und in derselben Querreihe gleichmässig nebeneinander liegen. Etwas Aehnliches scheint auch in der äussersten vorderen und hinteren Reihe vorkommen zu können.

In Textfigur 184 *D* sind alle ventral von der grossen linken Spalte gelegenen Spiracula zweifellos viel jünger als die mittleren Spalten, und sie können daher auch nicht durch Halbirung einer grossen Spalte, sondern müssen als selbstständige Perforationen entstanden sein. Aehnlich wie das ventrale Ende verhält sich das dorsale.

Noch deutlicher erweist die Untersuchung jüngerer Knospen, die noch weniger zahlreiche Kiemenspaltenreihen besitzen, dass diese nicht durch Halbirung alter Spiracula der äussersten Reihen, sondern dadurch entstehen, dass neu aufgetretene Perforationen zu neuen Reihen sich gruppiren. Im Gegensatz zu den älteren, mit sehr langen, schlitzförmigen Spalten versehenen Knospen sind in jüngeren die Spiracula noch mehr rundlich, und diese halbiren sich an keiner Stelle des Kiemendarms; daher bilden sich, im Unterschied zu jenen älteren Knospen, in den jüngeren alle Spalten einer neuen Reihe, und nicht nur die ventralen und dorsalen, als voneinander unabhängige Perforationen. Textfigur 184 *I* erweist das für die am Hinterende in Bildung begriffene 5. Spaltenreihe, Textfig. 184 *F* für die vorn und hinten sich differenzirende 1. und 6. Textfig. 184 *H* zeigt das ventrale Hinterende eines Kiemenkorbes, in dem sechs Spaltenreihen bereits deutlich gesondert sind, wenngleich der fünfte, die beiden letzten Reihen trennende Flimmerreifen noch nicht bis zur Ventralseite vorgedrungen ist. In der 6. Zone bereitet sich schon die Sonderung einer neuen, 7. Reihe vor, denn am hintersten Ende sind bereits einige Spalten durchgebrochen, die dieser neuen Reihe angehören werden.

Ob ausser diesen beiden eben beschriebenen Modis der Vermehrung der Spaltenreihen (selbstständige Perforationen und Theilung der Spalten) bei den Ascidienknospen noch ein dritter vorkommt, der sich dadurch

kennzeichnet, dass von den vorderen Spaltenränder der ersten und von den hintersten der letzten Reihe solide Zellgruppen sich abschnüren und nachträglich von einem Spaltengang perforirt werden und zu grösseren, in einer besonderen Reihe angeordneten Spiraculis heranwachsen, habe ich nicht feststellen können. Unwahrscheinlich aber ist das nicht. Das in Textfigur 184 *E* gezeichnete Vorderende eines Kiemenkorbes zeigt zwischen und vor den grossen Spalten ganz kleine, junge Spaltenanlagen in ziemlich regelmässiger Reihenstellung, und ich nehme an, dass diese Anlagen später eine neue Reihe bilden werden und vom Rande der älteren Kiemenspalten vielleicht sich abgeschnürt haben könnten.

Hervorheben aber möchte ich besonders das Eine, dass bei der Bildung einer neuen Spaltenreihe am Vorder- oder Hinterende der Kiemen einer *Clavelina*-Knospe niemals eine gleichmässige Halbirung aller Spalten einer Reihe eintritt, wie es zweifellos bei vielen Monascidien der Fall ist. Vielmehr bilden sich im ganzen äussersten ventralen und dorsalen Bereiche, wo die Spaltenbildung besonders lebhaft vor sich geht, und auch in der Mitte vorn und hinten, sehr zahlreiche Spiracula, die einer neuen Reihe angehören sollen, aus neuen selbstständigen Perforationen, auch wenn benachbarte Spalten sich wirklich halbiren.

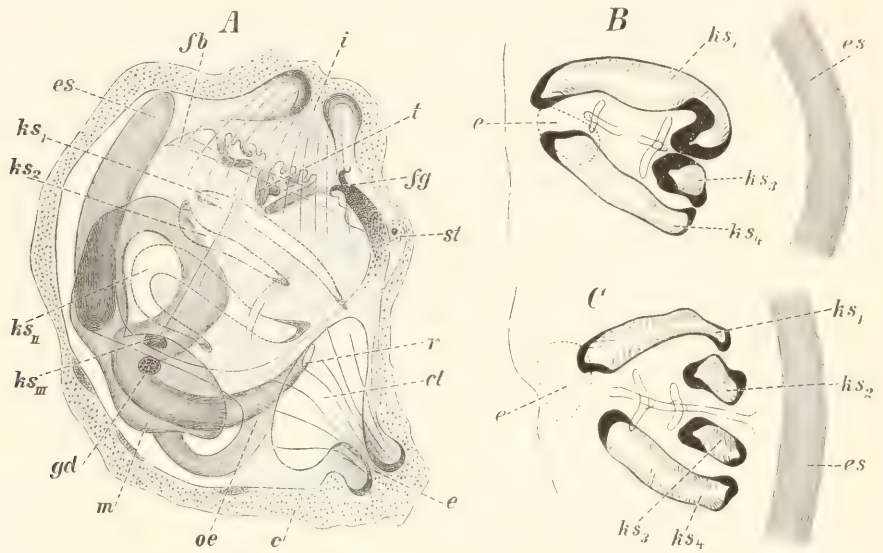
Die Vermehrung der Zahl der einzelnen Spiracula in jeder Reihe erfolgt in den älteren Knospen in genau der gleichen Weise, wie es oben (p. 870) bereits für die Embryonalstadien geschildert worden ist, d. h. die neuen Spalten entstehen am ventralen und dorsalen Ende und intercalar. So wie in den jungen Knospen treten die Spaltenanlagen fast sämmtlich als selbstständige Verdickungen und Erhebungen des Entodermepithels auf, zuweilen aber doch auch in der nächsten Nähe und in gewisser Abhängigkeit von dem alten Spaltenepithel. Textfigur 184 *B* zeigt neben der mittleren Spalte eine solche, nur aus wenigen Entodermzellen bestehende Anlage. Sie grenzt unmittelbar an das Flimmerepithel des Spaltenrahmens, aber ich halte es für ausgeschlossen, dass sie aus solchen Zellen hervorgeht, die sich an der Auskleidung der Spalte bereits betheiligt und in der bekannten (vgl. p. 400) eigenartigen Weise schon differenzirt haben. Vielmehr sind es die benachbarten einen noch indifferenteren Charakter tragenden und das Kiemendarmlumen begrenzenden Entodermzellen, aus denen das Epithel der neuen Spalte hervorgeht.

Für die meisten durch zahlreichere Kiemenspaltenreihen ausgezeichneten Synascidien fehlt jede Andeutung dafür, in welcher Weise sowohl die einzelnen Spalten in jeder Reihe sich vermehren, als auch die Zahl der Reihen selbst zunimmt. Dass im Besonderen die Reihen durch gleichzeitige Quertheilung aller nebeneinander liegenden Spalten sich verdoppeln, ist meines Wissens nirgend mit Sicherheit festgestellt worden.

2. **Der zweite Typus** der Kiemenspaltenbildung, bei dem die definitiven Spiracula durch Theilung und Spaltung weniger primären Perforationen entstehen, kennzeichnet sich sehr frühzeitig dadurch, dass die beiden ersten Spalten auf jeder Seite sich zu sehr langen Quer-

schlitzen ausdehnen, die fast durch die ganze Breite des Kiemendarms reichen (Textfigur 84, p. 375). Gewöhnlich zieht dieses Stadium mit zwei Kiemenspaltenpaaren rasch vorüber, bei *Corella parallelogramma* aber fand Selys (1901) noch in solchen Larven, die in den Aquarien bereits drei Wochen lang festsitzend lebten, die gleiche Zahl Kiemenspalten vor. Solche Larven waren schon den älteren Autoren (P. J. Van Beneden, Krohn) bekannt, aber die Theilung und Auflösung dieser primären Spalten in die definitiven Spiracula haben erst viel später Van Beneden und Julin (1885) für *Phallusia scabroides**) festgestellt. Garstang (1892)

Fig. 185.



A Junge *Molgula ampulloides*, von links gesehen. (Nach Selys-Longchamps und Damas.) $^{100}/_{1}$. *B* und *C* Theilung der beiden ersten primären Protostigmata in die vier secundären bei *Ciona*. (Nach Julin.)

c = Aeusserer Cellulosemantel; *cl* = Cloakenhöhle; *e* = Egestionsöffnung; *es* = Endostyl; *fb* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube; *gd* = Geschlechtsdrüse; *i* = Ingestionsöffnung; ks_1, ks_2, ks_3 und ks_4 = Die vier ersten secundären Protostigmata; ks_I und ks_{II} = Das erste und zweite primäre Protostigma, hufeisenförmig gekrümmt, Vorbereitung zum Zerfall in die secundären Protostigmata; ks_{III} = Das dritte primäre Protostigma; *m* = Magen; *oe* = Oesophagus; *r* = Rectum; *st* = Statolith; *t* = Mundtentakel.

fand einen ähnlichen Vorgang des Zerfalls der primären Spalten in die definitiven Spiracula bei den Larven von *Botryllus* und *Thylacium*; Willey und Seeliger (1893) beobachteten den gleichen Process bei *Ciona intestinalis*, Selys-Longchamps und Damas bei *Molgula ampulloides*, *Ciona*, *Ascidiella*, *Corella*, und Julin (1904) glaubt, dass dieser

*) Nach Selys-Longchamps (1901) ist diese *Phallusia* zweifellos identisch mit der von Kjaer (1893) als *Ascidiella aspersa* O. F. Müller angeführten Ascidie. *Ascidiella scabra* kann höchstens als eine Varietät dieser betrachtet werden.

zweite Bildungstypus überhaupt nur als der einzige unter den Ascidien vorkäme. Im Einzelnen stimmen die Ergebnisse, zu denen die verschiedenen Autoren gelangt sind, nicht vollständig miteinander überein. Wenn vielleicht auch sehr wahrscheinlich da und dort Beobachtungsfehler begangen wurden, so ist es andrerseits doch auch gewiss, dass verschiedene Species bei der Bildung der Kiemenspalten zwar im Grossen und Ganzen den gleichen Entwickelungstypus einhalten, im Einzelnen aber nicht unbedeutende Unterschiede zeigen werden.

a. Bildung der Primärspalten, primäre und secundäre Protostigmata. Krohn nahm an, dass sich bei *Phallusia mammillata* zwischen den beiden ersten Spalten jeder Seite zwei hintereinander liegende neue bilden, die die zweite und dritte Spaltenreihe bestimmen, während die beiden zuerst entstandenen an erster und vierter Stelle liegen bleiben. Später bricht noch eine fünfte Spalte durch, die am weitesten nach hinten liegt und der fünften Spaltenreihe entsprechen müsste. Van Beneden und Julin haben dann bei *Phallusia* (*Ascidiella*) *scabroides* noch eine sechste, hinterste Spalte nachgewiesen, die auch bei *Ciona* und *Molgula* vorkommt, und diese sechs Spalten als Primärstigmata bezeichnet, weil aus ihnen durch Theilung die definitiven oder secundären Stigmata hervorgehen.

So wie Krohn fanden auch die belgischen Autoren und, bei *Ciona*, Seeliger, dass zwischen den beiden zuerst entstandenen Primärspalten zwei folgende sich einschieben. Nach meinen Beobachtungen*) liegen an zweiter und dritter Stelle die in der ontogenetischen Entwickelung zeitlich als vierte und dritte auftretende Spalte, während nach Van Beneden und Julin die zeitlich als vierte und fünfte gebildete Primärspalte diese Stellung einnehmen. Für die fünfte und sechste Spalte stimmen nach meinen Befunden die Lage und Reihenfolge im ontogenetischen Auftreten überein, während nach den belgischen Forschern die zeitlich als dritte aufgetretene Spalte an fünfter Stelle liegt (vgl. die Tabelle weiter unten, p. 887).

Später glaubte Selys-Longchamps (1900) die Angaben Van Beneden's bestätigen zu können. Allerdings besass das jüngste Stadium, das er untersuchte, bereits die sechs Protostigmata wohl ausgebildet und zeigte sie zum Theil bereits in Umbildung zu Spaltenreihen begriffen. Daher blieb es zum mindesten zweifelhaft, ob die von Van Beneden

*) Ich möchte nicht unterlassen, an dieser Stelle darauf hinzuweisen, dass ich seinerzeit nicht ohne Vorbehalt die hier wiederholte Deutung der Kiemenbildung bei *Ciona* gegeben habe. Bei dem Mangel an einer vollständigen Reihe von Zwischenstadien habe ich nur auf Grund gewisser Voraussetzungen aus der Beobachtung einer durch sechs Spaltenreihen ausgezeichneten jungen *Ciona* auf die Genese der Kiemenspalten schliessen können. Es ist mir daher besonders erfreulich, dass ganz neuerdings Julin (1904) bestätigen konnte, dass in den durch vier Spaltenpaare ausgezeichneten Jugendformen der *Ciona* die an zweiter Stelle liegende Spalte zeitlich als die vierte, die an der dritten Stelle stehende als die dritte entsteht (Textfigur 185, *B* u. *C*).

und Julin aufgestellte Altersreihe wirklich zutraf, und ob jede der sechs primären Spalten aus einer besonderen Perforation entstand. Neuerdings hat Selys (1901) seine frühere Ansicht rectificirt und für *Ascidiella scabra*, so wie es für andere Ascidiiden und Molguliden bekannt ist, das Vorhandensein von nur drei Primärspalten jederseits nachgewiesen.

Ein bemerkenswerther Gegensatz, auf den ich schon oben (p. 867) hingewiesen habe, besteht aber auch darin, dass bei *Ascidiella scabroides* zuerst das hintere und nicht das vordere der beiden ersten Spaltenpaare am frühesten auftritt und am raschesten sich entwickelt. Das Wesentliche, das die hier geschilderten Entwickelungsvorgänge gemeinsam haben, liegt darin, dass die Reihenfolge des Auftretens der sechs Primärspalten sich mit der Bildungsweise von echten Segmenten kaum in Uebereinstimmung bringen lässt. Charakteristisch ist zumeist für alle segmentalen Bildungen, dass die jüngsten der in multipler Zahl sich wiederholenden Gebilde immer nur am Hinterende entstehen. Allerdings können Intercalationen neuer Segmente zwischen älteren stattfinden; doch handelt es sich hier nicht um eine derartige zufällige Interpolation, sondern um eine bei verschiedenen Ascidien in gleicher Weise auftretende Einschiebung zweier neuen Kiemenspalten zwischen die beiden ältesten.

Die Untersuchungen von Willey an *Ciona* und von Selys-Longchamps, Julin und Damas an *Ciona*, *Ascidiella*, *Corella* u. s. w. und *Molgula* haben aber diese Auffassung über das Auftreten der Kiemenspalten nicht ganz zu bestätigen vermocht. In übereinstimmender Weise haben sie das bedeutsame Ergebniss gebracht, dass diese sechs Paar Primärstigmata nicht die ursprünglichen Perforationen sind, die den larvalen Kiemenkorb durchbrechen, und nicht alle als selbstständige und voneinander unabhängige Bildungen auftreten, sondern dass zunächst nur drei Paar Spalten sich bilden, aus denen durch Theilung und Abspaltung die sechs Paare hervorgehen. Diese drei Primärspalten, die einzig und allein jederseits als selbstständige Perforationen entstehen und alle anderen Spalten bilden, wurden von Willey (1893) als „primary stigmata" oder „primary gill-slits" bezeichnet. Selys und Damas (1900) nannten sie, unter Zugrundelegung eines von Garstang gegebenen Namens, „primäre Protostigmata", während sie die sechs auf jeder Seite durch Theilung entstandenen Spalten als „secundäre Protostigmata" bezeichneten. Julin (1904) nennt die primären Protostigmata wahre „fentes branchiales" und die sechs durch Theilung entstandenen Querspalten kurzweg „Protostigmata".

Willey war der erste, der sämmtliche definitiven Spiracula der *Ciona* von nur drei Paaren Primärspalten abgeleitet hat. Auch er hat zwar ein Stadium beobachtet, auf welchem jederseits sechs Querspalten vorhanden sind, nimmt aber an, dass die vier ersten von einer einzigen Primärspalte abstammen. Durch die directe Beobachtung konnte er das freilich nicht erweisen; denn dass die beiden zuerst auftretenden Spalten der festsitzenden Larve auf jeder Seite durch Theilung einer ursprüng-

lichen Perforation sich bilden, sah er niemals, und das jüngste Stadium, das er beobachtete, besass bereits zwei getrennte Spaltenpaare. Wohl aber glaubte er, sich davon überzeugt zu haben, dass die an zweiter und dritter Stelle liegenden Spalten (Ic und Id in der nachfolgenden Tabelle) nicht als zwei selbstständige Perforationen entstehen, sondern sich von den beiden zuerst aufgetretenen Querspalten (Ia und Ib) abschnüren. Diese Sonderung erfolgt aber nicht etwa in der Weise, dass die der Lage nach erste Spalte die zweite bildet, die dritte dagegen von der vierten sich abschnürt, sondern „the slits 2 und 3 are, however, not distinct productions of 1 and 4 respectively, but are essentially a joint production of the two latter slits". Diese Entstehungsweise der Spalten 2 und 3 ist für Willey mit ein Grund, die beiden zuerst entstandenen, an erster und vierter Stelle liegenden, aus einer gemeinsamen Anlage hervorgehen zu lassen: die fünfte und sechste Spalte sollen, wie auch ich und Van Beneden und Julin es gefunden zu haben glaubten, als zwei selbstständige Durchbrechungen sich bilden. Willey hat später allerdings diese Ansicht nicht mehr in vollem Umfange aufrecht erhalten (1894, 1899, 1901).

Selys-Longchamps (1901) hat später ebenfalls die Bildung der sechs ersten Kiemenspaltenpaare bei *Ciona* untersucht und bei dieser Ascidie, sowie bei *Ascidiella scabra* und *Corella parallelogramma* in übereinstimmender Weise gefunden, dass sich zwischen die beiden zuerst entstandenen Spalten jeder Seite zwei neue einschieben. Diese beiden, an zweiter und dritter Stelle stehenden Spalten treten aber nicht als selbstständige neue Perforationen auf, sondern Selys lieferte den Nachweis, dass die zweite Spalte von der ersten, die dritte von der vierten aus gebildet resp. abgeschnürt werden. Dass auch die fünfte und sechste Spalte durch Theilung einer ursprünglich einheitlichen entstehen, vermochte Selys durch die directe Beobachtung für *Ciona* und *Ascidiella* nicht zu erweisen, sondern nur wahrscheinlich zu machen, und erst ganz neuerdings hat Julin (1904) die Abspaltung der sechsten, hintersten Spalte vom Ventralende der fünften bei *Ciona* thatsächlich festgestellt. Ist das allgemein zutreffend, wie ich allerdings anzunehmen geneigt bin, so würden in der That, wie Willey behauptete, sämmtliche definitiven Spiracula in letzter Instanz von nur drei ursprünglichen Spaltenpaaren abstammen. Diese drei Paar primären Protostigmata, die Selys bei *Ciona*, *Ascidiella* und *Corella* beobachtete, sind aber mit den zuerst von Willey für *Ciona* beschriebenen drei primärer Perforationen (p. 884) nicht völlig identisch, denn sie entsprechen der Lage nach der ersten, vierten und fünften Spalte des durch sechs Spaltenpaare ausgezeichneten Stadiums (vgl. unten die Tabelle).

Indem sich jedes primäre Protostigma in zwei theilt, entstehen jederseits die sechs secundären Protostigmata (= Primärstigmata Van Beneden's), die, so wie die primären, lange, quer verlaufende Schlitze darstellen. Die Theilung erfolgt in der Weise, dass sich die Primär-

spalten hufeisenförmig gestalten, indem die Ventralenden nach der Dorsalseite zu umbiegen. Dann tritt am ventralen Bogentheile eine Durchschnürung der Spalte ein, so dass je zwei ungefähr parallel hintereinander verlaufende secundäre Protostigmata gebildet erscheinen. Bei den zuletzt genannten von Selys untersuchten Ascidien biegen sich die Ventralenden des ersten und dritten primären Protostigmas nach hinten, so dass die von diesen sich abschnürenden secundären Protostigmata nach hinten zu liegen kommen. Das zweite Primärprotostigma biegt aber nach vorn zu um, und daher liegt das neu sich abzweigende secundäre Protostigma vor ihm an der dritten Stelle (Textfigur 185 *B* und *C*).

Ganz anders verhalten sich in dieser Beziehung nach Selys und Damas *Molgula ampulloides*, nach Willey *M. Manhattensis*. Auch hier bilden sich nur drei Paar primäre Protostigmata, die sich in sechs secundäre auflösen. Bei diesem Vorgange richten sich aber die Ventralenden aller drei primären Spalten nach hinten und dorsal, so dass alle hufeisenförmigen Spiracula in gleichem Sinne orientirt sind und das erste und zweite Primärprotostigma nicht spiegelbildlich zueinander stehen. Daher ist das an vierter Stelle liegende secundäre Protostigma vom dritten aus gebildet worden und nicht umgekehrt, wie bei *Ciona* (Textfigur 185 *A*, p. 882). Während also bei den Ascidiiden die drei primären Protostigmata, auf das Stadium von sechs Spaltenpaaren bezogen, an erster, vierter und fünfter Stelle liegen, stellen sie bei *Molgula* die erste, dritte und fünfte Spalte dar (vgl. die Tabelle).

Von den Cynthien ist bisher nur *Styelopsis grossularia* durch Julin (1904) auf die Entstehung der ersten Kiemenspalten hin untersucht worden. Eine gewisse Besonderheit besteht darin, dass die Larve zunächst nur ein primäres Protostigma jederseits besitzt. Die Theilung der drei primären Protostigmata in die sechs secundären soll hier in genau der gleichen Weise erfolgen wie bei den Molguliden. Ob aber damit ein für alle Cynthien gültiges Entwickelungsmerkmal der Kieme gegeben ist, erscheint mir noch sehr zweifelhaft. Julin's Beobachtungen sind auch insofern unvollständig, als die Theilung des dritten primären Protostigmas in das fünfte und sechste secundäre nur als wahrscheinlich erschlossen, nicht aber thatsächlich gesehen wurde.

Um eine leichtere Uebersicht über die hier dargelegte Entwickelung der sechs ersten Kiemenspaltenpaare bei den Monascidien zu geben, füge ich die folgende kleine Tabelle ein, die nach der vorher gegebenen Beschreibung ohne Weiteres verständlich sein dürfte. Nur möchte ich besonders hervorheben, dass von *Molgula*, *Ascidiella* und *Corella* zwei Entwickelungsstadien in das Schema eingetragen worden sind. Die erste Querreihe zeigt die Lage der drei primären (I, II, III), die zweite die der sechs secundären (Ia, Ib, IIa, IIb, IIIa, IIIb) Protostigmata an. Die gleichen römischen Zahlen weisen auf die Zusammengehörigkeit und den gleichen Ursprung der Spalten hin. Dass die mit I und II bezeichneten Spalten häufig vollständig gleichzeitig erscheinen und daher in Bezug

auf die Zeit ihres ontogenetischen Auftretens eigentlich nicht ganz mit Recht als erste und zweite bezeichnet werden können, habe ich oben bereits bemerkt. In einer Tabelle lässt sich aber ohne diese Zahlen nicht auskommen.

In der sechsten Quercolumne der Tabelle, die die Kiemenspaltenbildung der *Ciona*, *Ascidiella* und *Corella* darstellt, habe ich das fünfte und sechste secundäre Protostigma durch Theilung des dritten primären entstehen lassen. Es sei hier nochmals darauf aufmerksam gemacht, dass Selys-Longchamps diesen Vorgang nicht direct beobachtet, sondern nur als sehr wahrscheinlich hingestellt hat; nur für *Ciona* ist er durch Julin beobachtet worden, und hier entsteht auch das Protostigma IIb früher als Ib.

	Reihenfolge der Lage der secundären Protostigmata vom Vorderende aus:	1	2	3	4	5	6
Zeitliche Reihenfolge des ontogenetischen Auftretens der Protostigmata	*Phallusia mammillata* nach Krohn.	I	III	IV	II	V	—
	Phallusia (Ascidiella) scabroides nach Van Beneden u. Julin.	II	IV	V	I	III	VI
	Ciona intestinalis nach Seeliger.	I	IV	III	II	V	VI
	Ciona intestinalis nach Willey (1893).	I Ia	Ic	Id	Ib	II	III
	Ciona intestinalis, Ascidiella scabra, Corella parallelogramma nach Selys-Longchamps.	I			II	III	
	Ciona nach Julin.	Ia	Ib	IIb	IIa	IIIa	IIIb
	Molgula ampulloides nach Selys und Damas.	I		II		III	
	M. Manhattensis nach Willey. *Styelopsis* nach Julin.	Ia	Ib	IIa	IIb	IIIa	IIIb

Soviel bis jetzt bekannt, scheinen sich bei allen Monascidien nur sechs secundäre Protostigmata auf jeder Seite des Kiemendarms zu bilden, um sich dann sofort in sechs Kiemenspaltenreihen aufzulösen. Eine bemerkenswerthe Ausnahme macht hiervon nach den neuesten Untersuchungen Julin's die *Styelopsis grossularia* (und vielleicht auch noch andere Cynthiiden?), denn bei dieser steigt die Zahl der secundären, querschlitzförmigen Protostigmata sehr bedeutend. Nachdem das sechste Protostigma sich gebildet hat, tritt ungefähr in der Mitte von dessen quergestreckter Hinterwand eine kleine Ausstülpung auf, die sich abschnürt und zum siebenten Protostigma auswächst. An der Hinterwand dieser siebenten Spalte wiederholt sich dieser Vorgang, und ebenso immer wieder

bei dem zuletzt gebildeten Protostigma, bis die Gesammtzahl dieser jederseits ein Dutzend und mehr erreicht (Textfig. 187, p. 892). Die hinter dem sechsten gelegenen Protostigmata bezeichnet Julin als überzählige Spalten (protostigmates surnuméraires). Abgesehen von der Zahl der Protostigmata, ist der Ort ihrer Entstehung bemerkenswerth. Da an der hinteren Breitseite der Kiemenspaltenränder eigenartig differenzirte Flimmerzellen liegen, sieht man bei anderen Ascidien hier keine Divertikel sich bilden und zu neuen Kiemenspalten werden, sondern die neuen Spalten schnüren sich an den Winkeln der alten Spalten ab, dort, wo indifferentes Zellmaterial liegt. Allerdings sind aber bei *Styelopsis* die Spalten noch nicht vollkommen ausgebildet. Bemerkenswerth ist auch, dass die neuen, überzähligen Protostigmata lediglich am Hinterende der Kieme auftreten, während erst später auch vorn neue Spaltenreihen entstehen, aber nur in der Weise, dass alle Spiracula einer Reihe ziemlich gleichzeitig sich quer theilen. In letzter Instanz leiten sich aber alle zahlreicheren secundären Protostigmata jeder Seite nach Julin aus drei primären Perforationen ab.

Ich habe bereits oben (p. 882) erwähnt, dass Garstang zuerst den wichtigen Nachweis erbracht hat, dass auch bei manchen stockbildenden Ascidien, und zwar im Verlaufe der Embryonalentwickelung und nicht der Knospung, lange, schlitzförmige, quer verlaufende Protostigmata auftreten, die sich erst nachträglich in die definitiven Spalten zerlegen. Doch kennt Garstang nicht den oben scharf hervorgehobenen Gegensatz zwischen primären und secundären Protostigmata, denn er glaubt, dass jede der schlitzförmigen Querspalten als eine selbstständige Perforation entsteht. Die festgehefteten Oozooide des *Botryllus aurolineatus* Giard sollen — im Gegensatz zu den Befunden Pizon's bei anderen *Botryllus* jederseits eine Knospe tragen und den Kiemendarm von vier Paar Protostigmata durchbrochen zeigen. Diese stehen senkrecht zum Endostyl, nehmen fast die ganze Breitseite der Kieme ein und sind etwa neunmal so lang als breit; die hinteren Spalten sind etwas kleiner als die vorderen. Später entsteht am Hinterende noch eine fünfte Querspalte, während die vorderen Protostigmata sich in die definitiven Spiracula zerlegen. Auch ich habe bei einem festsitzenden Oozooid, das nur eine Knospe an der rechten Seite trug und wahrscheinlich zu *Botryllus violaceus* gehörte, fünf schlitzförmige Protostigmata beobachtet, die aber noch alle ungetheilt waren (vgl. Fig. 2, Tafel XI). Damit stimmt vollständig überein die Abbildung, die Pizon (1900) von *Botryllus Schlosseri* gegeben hat, während nach diesem Autor das Oozooid von *Botrylloides rubrum* jederseits sieben quer verlaufende Protostigmata besitzt. Ich muss hier aber darauf aufmerksam machen, dass nach der von Pizon veröffentlichten Abbildung nicht nur die Oozooide dieser Botryllide, sondern auch die erste Knospengeneration querschlitzförmige Protostigmata zu tragen scheinen (vgl. weiter unten Textfigur 196).

Bei *Thylacium Silvani**) fand Garstang acht Protostigmata vor. Während sich die fünf vorderen in eine wechselnde Zahl von definitiven Spalten theilen, sollen die drei letzten zunächst ungetheilt bleiben und an Länge von vorn nach hinten zu rasch abnehmen. Während der sechste Querschlitz noch 0,55 mm misst, erreicht der letzte nur eine Länge von 0,25 mm.

Die Untersuchungen über die Bildung der Protostigmata von *Botryllus* und *Thylacium* sind bisher nicht eingehend genug, um daraufhin mit Bestimmtheit behaupten zu können, dass hier mehr als drei primäre selbstständige Perforationen auf jeder Seite des Kiemendarmes auftreten. Jedenfalls wird die Möglichkeit zugegeben werden müssen, dass bei allen hier behandelten Ascidien nur drei Paar primäre Protostigmata vorhanden sind, so wie z. B. bei *Molgula*. Die oben (p. 886) mitgetheilten Beobachtungen Julin's, die die zahlreichen Protostigmata der *Styelopsis* auf drei primäre zurückzuführen gestatteten, legen sogar eine solche Annahme nahe.

Die hier geschilderten Vorgänge bei der Bildung der secundären Protostigmata erweisen, dass der vordere Abschnitt des Kiemendarmes in der Entwickelung viel rascher vorschreitet als der hintere, und genau das gleiche Verhalten werden wir auch bei vielen Ascidien auf den späteren Stadien der Kiemenbildung feststellen können. So sieht man z. B. bei *Molgula ampulloides* das erste primäre Protostigma bereits in zwei secundäre zerlegt, während das zweite erst hufeisenförmig gekrümmt und das dritte als eine winzige Perforation eben erst durchgebrochen ist (Textfigur 185, p. 882). Aehnlich verhält sich *Ciona*, denn bei dieser haben sich die beiden ersten primären Protostigmata bereits in secundäre zerlegt, wenn das dritte primäre auftritt. Bei *Ascidiella scabra* bleibt die Entwickelung im hinteren Kiemendarm nicht so weit zurück, denn das dritte primäre Protostigma erscheint hier schon, bevor die beiden vorderen sich in die secundären getheilt haben. Wenn das sechste secundäre Protostigma zu einem langen Querschlitz geworden ist, haben sich bei sämmtlichen Ascidien mindestens die beiden vorderen Protostigmata in eine Anzahl gesonderter Spalten aufgelöst (Textfig. 186).

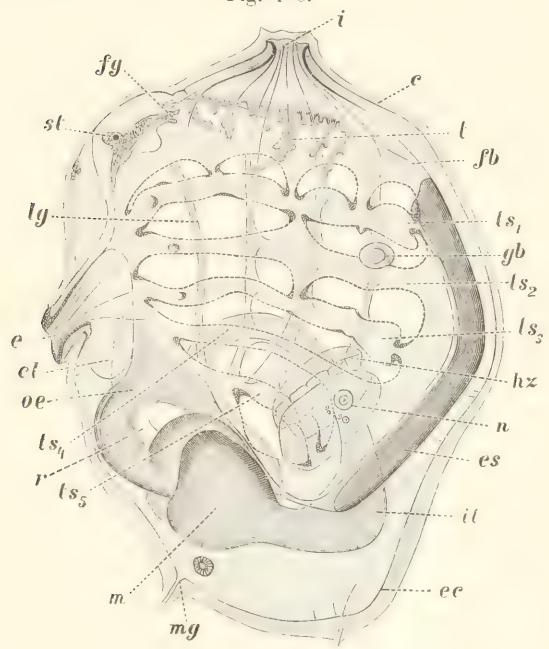
Häufiger scheint die Bildung der Kiemenspalten auf den beiden Körperhälften nicht in vollkommen übereinstimmender Weise vorzuschreiten, so dass mehr oder minder auffallende Asymmetrien entstehen. Schon bei der Bildung der beiden ersten primären Spaltenpaare fanden wir oben (p. 867) solche Unterschiede auf der rechten und linken Körperseite, und auch bei der Theilung der primären Protostigmata in die secundären fehlen sie nicht. So bemerkten Selys-Longchamps und Damas, dass bei *Molgula ampulloides* die linke Hälfte des Kiemen-

*) Ueber die systematische Stellung von *Thylacium* vergleiche man das die Systematik behandelnde Capitel.

darmes gelegentlich auch in der weiteren Entwickelung erheblich zurückbleibt; es können sich aber die gleichwerthigen Protostigmata links und rechts ganz verschieden verhalten. So zeigt z. B. die rechte Seite des in Textfig. 185 *A* (p. 882) von links abgebildeten Thieres das erste primäre Protostigma noch ungetheilt, aber hufeisenförmig gestaltet, wie es links das zweite ist. Dagegen ist das dritte Primärprotostigma rechts grösser und besser entwickelt als links. Bei *Ascidiella scabroides* scheint umgekehrt die linke Seite bei der Bildung der secundären Spalten ziemlich gleichmässig der rechten vorauszueilen.

b. Auflösung der secundären Protostigmata in sechs primäre Spaltenreihen. Wie bereits oben angedeutet wurde, zerfällt ein jedes secundäre Protostigma in eine bestimmte Anzahl in einer Querreihe angeordneter Spaltöffnungen, und so entstehen bei den meisten Monascidien zunächst jederseits sechs Querspaltenreihen, die Julin als primitive Querreihen (rangées transversales primitives) bezeichnet hat. Die Umbildung eines Protostigmas zu einer Spaltenreihe erfolgt, wie besonders die Untersuchungen von Julin, Selys und Damas ergeben haben, häufig mit einer überraschenden Gleichförmigkeit, wenn auch hin und wieder ziemlich bemerkenswerthe Verschiedenheiten auftreten. Ausnahmslos, wie es scheint, theilen sich zuerst die vorderen und später erst die weiter hinten gelegenen Protostigmata; es eilt also die vordere Kiemendarmregion der hinteren in der Entwickelung voraus, und von hinten nach vorn zu trifft man in jedem jungen Thier eine continuirliche Reihe in der Auflösung verschieden weit vorgeschrittener Protostigmata. Die Theilung des vordersten secundären Protostigmas zu einer Spaltenreihe beginnt zuweilen sehr früh, bevor noch die

Fig. 186.



Junges Thier einer *Molgula ampulloides*, von rechts gesehen. (Nach Selys und Damas.) $^{80}/_{1}$. *c* = Cellulosemantel; *cl* = Cloake; *ec* = Ektodermepithel; *es* = Endostyl; *fb* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube; *gb* = Primäres Geschlechtsbläschen; *hz* = Herz; *i* = Ingestionsöffnung; *it* = Intestinum; *lg* = Innere Längsgefässe; *m* = Magen; *mg* = Mantelgefäss; *n* = Nierensäckchen; *oe* = Oesophagus; *r* = Rectum; *st* = Statolith; *t* = Tentakel; ts_1—ts_5 = Die fünf Transversalgefässe zwischen den sechs secundären Protostigmata resp. den aus ihnen entstandenen Spaltenreihen.

Sonderung des dritten primären in die beiden letzten (das fünfte und sechste) secundären erfolgt ist (*Ciona*), und wenn das sechste secundäre Protostigma ein nur einigermassen ansehnlicher Querschlitz geworden ist, erscheinen die vordersten fast immer bereits in vier oder zwei Spalten getheilt (Textfig. 186).

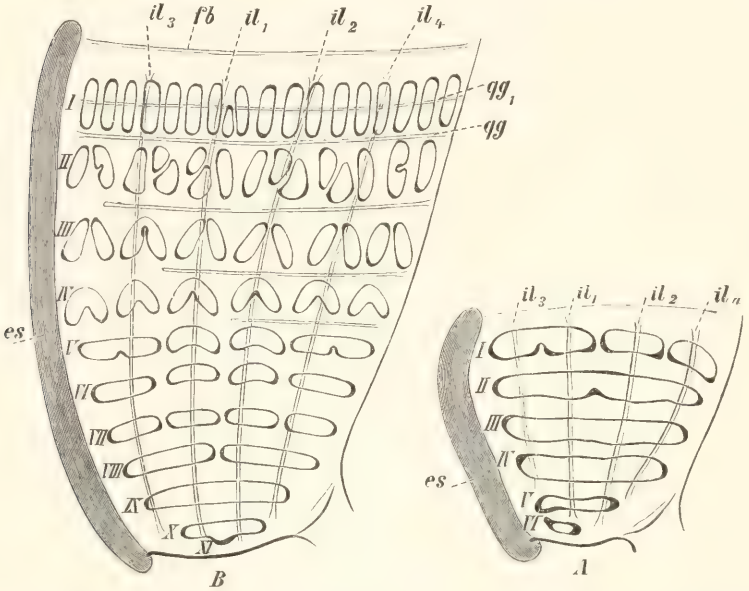
Zunächst zerlegt sich jedes Protostigma in zwei annähernd gleiche Hälften, und dann jede Hälfte wieder in zwei Theile, so dass an Stelle der grossen, einheitlichen Querspalten zwei und vier kleinere getreten sind. Van Beneden und Julin hatten diese ganz regelmässig verlaufenden Zwei- und Viertheilungen der sechs secundären Protostigmata bei *Ascidiella scabroides* nicht bemerkt und zeichneten z. B. ein Stadium, das in der ersten Reihe nur drei Spalten (eine kleinere mittlere und je eine grosse dorsal und ventral gelegene) trägt, während weiter hinten erst zwei Spalten oder die noch ungetheilten Protostigmata liegen. Ebensowenig beobachtete Selys-Longchamps (1900) bei derselben Ascidie ein ganz regelmässiges Vorschreiten der Theilungen bei gleichmässigen Halbirungen der Querspalten, sondern es erfolgen die Abtrennungen einzelner Spalten in verschiedener Weise, bis etwa ein Dutzend Spiracula in jeder Reihe entstanden ist. Auch schien es Selys, dass das zweite Protostigma mit der Auflösung zu einer Spaltenreihe beginnt, und das würde mit keiner der in der oben mitgetheilten Tabelle wiedergegeben Reihen gut in Einklang zu bringen sein. Auch ich habe, sowie auch Willey, bei *Ciona* die Theilungen der Protostigmata fast stets viel weniger regelmässig verlaufen sehen, indessen lassen sich die Modificationen auf das von Selys, Damas und Julin geschilderte typische Verhalten zurückführen und bedingen kaum einen wesentlichen Gegensatz.

In übereinstimmender Weise erwähnen die letztgenannten Autoren, dass bei *Molgula*, *Corella*, *Ciona* alle Theilungen der Protostigmata damit beginnen, dass die den ungeraden Quergefässen (1., 3., 5.) benachbarten Ränder der Spalten sich an den bestimmten Stellen erheben, die Lumina überbrücken und halbiren (Textfig. 186). Dort, wo die Einschnürung erfolgt, verdickt sich zunächst die aus ziemlich flachen Zellen bestehende Spaltenwand, indem die einzelnen Elemente cubisch oder prismatisch werden und sich nach der gegenüberliegenden Wand zu vorstülpen. Das erste, dritte und fünfte Protostigma schnürt sich daher zunächst an der hinteren, das zweite, vierte und sechste an der vorderen Wand ein. Jedoch ist das kein allgemein gültiges Vorkommen, wie manche zu glauben scheinen.

Julin erwähnt zwar, dass er bei *Styelopsis grossularia* nur für das vorderste der sechs ersten Protostigmata die gesetzmässige Theilung vom hinteren Rande aus feststellen konnte, über die Art und Weise der Halbirungen der 2.– 6. Spalte aber keine bestimmten Angaben machen könne; nichtsdestoweniger zeichnet er aber mit voller Deutlichkeit (vgl. Textfigur 187 *A*) auch im zweiten Protostigma die beginnende Einschnürung an der Hinterwand, also nicht, wie es das Gesetz eigentlich erfordern

müsste, beim ersten, sondern beim zweiten Quersinus. Bei *Ascidiella scabroides* beginnen ebenfalls die Einschnürungen der sechs secundären Protostigmata durchaus nicht immer an den den ungeraden Quersinus zugekehrten Rändern, sondern bald an diesen, bald aber nur an den gegenüberliegenden, bald endlich an beiden Seiten gleichzeitig (Selys). Ganz ähnlich habe ich es auch schon vor Jahren bei *Ciona intestinalis* angetroffen, und ein ähnliches Verhalten wird sich gewiss auch bei noch manchen anderen Monascidien finden. Bei *Styelopsis* bilden sich, wie oben (p. 887) beschrieben wurde, nicht nur sechs, sondern etwa ein Dutzend Protostigmata, und die Zerlegung der hinteren Querspalten, von

Fig. 187.



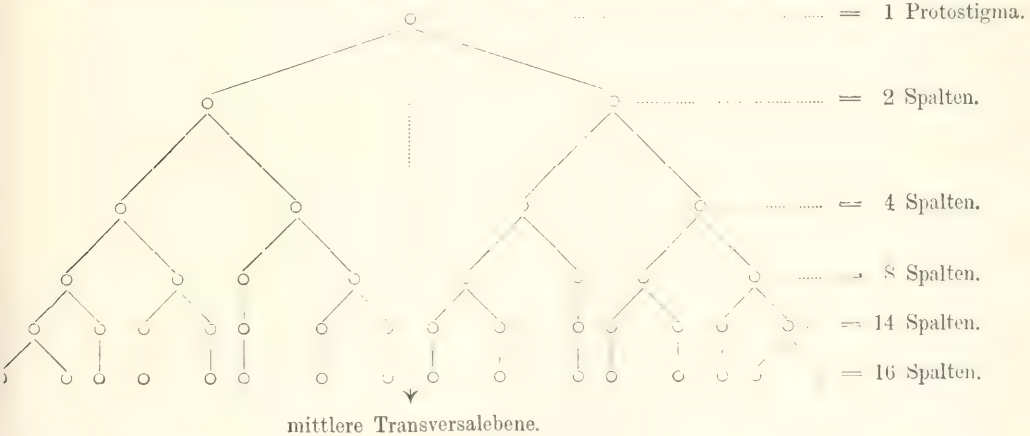
A Kiemenkorb einer jungen *Styelopsis grossularia* mit sechs Protostigmata.
B Schematische Darstellung der Bildung der Protostigmata und deren Auflösung in Spaltenreihen bei *Styelopsis*. (Nach Julin.)
es = Endostyl; *fb* = Flimmerbogen; il_1—il_4 = Die vier nacheinander entstandenen inneren Längsgefässe; *qg* = Quergefässe; qg_1 = Parastigmatisches Quergefäss, das die erste Spaltenreihe in zwei hintereinanderliegende scheidet; I—VI = Die sechs ersten Protostigmata resp. die aus ihnen hervorgegangenen Spaltenreihen; VII—XI = Die hinteren Protostigmata (protostigmates surnuméraires).

der siebenten angefangen (protostigmates surnuméraires Julin's), scheint ausnahmslos damit anzuheben, dass am hinteren Spaltenrande eine nach vorn zu gerichtete Einbuchtung auftritt, während ein neues Protostigma durch Ausbuchtung des Spaltenrandes nach hinten zu entsteht (Textfigur 187 *B*).

Die vier ersten durch Theilung eines Protostigmas entstandenen und in einer Querreihe angeordneten Kiemenspalten hat Julin als croissants

primitifs bezeichnet, weil sie eine mehr oder minder sichel- oder hufeisenförmige Gestalt annehmen. Bei den meisten Monascidien sind alle hufeisenförmigen Spalten der sechs ersten Reihen in ganz gesetzmässiger Weise so gelagert, dass in den ungeraden Spaltenreihen (der ersten, dritten, fünften) die Oeffnungen nach hinten gekehrt erscheinen, in den geraden Reihen (der zweiten, vierten und sechsten) aber nach vorn. Die Sichelenden aller Spalten sind also nach den ungeraden Quersinus (eins, drei, fünf) zu gerichtet (vgl. Textfig. 189 *A*, p. 899, und für ein älteres Stadium 189 *B* und Textfig. 188, p. 895). Nur bei *Styelopsis* dürften alle sichelförmigen Spalten ihre concave Wand nach hinten zu kehren (Textfig. 187). Es scheint aber, dass nirgend nur diese geringe Spaltenzahl bestehen bleibt, sondern dass überall noch eine weitere Vermehrung der Spalten in jeder Reihe durch Theilung der zuerst gebildeten erfolgt. Diese späteren Theilungen vollziehen sich bei den verschiedenen Formen in verschiedener Weise.

(Tabelle über die Auflösung eines Protostigmas zu einer Spaltenreihe bei *Ciona*.)

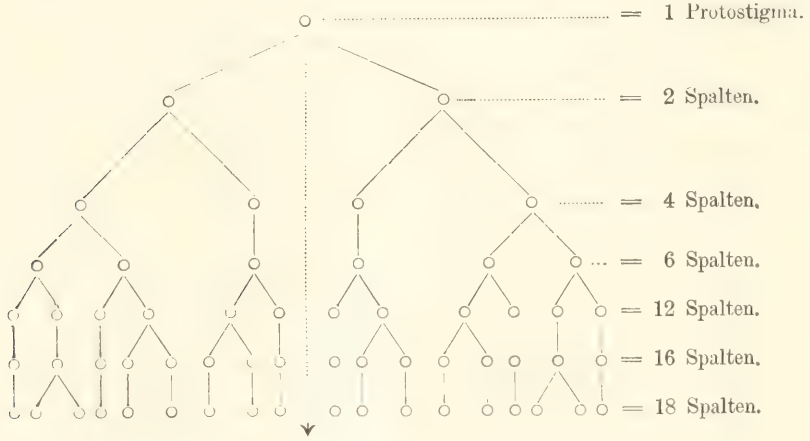


Bei *Ciona* theilen sich nach Julin's Angaben, die ich allerdings nicht ganz bestätigen kann, die vier „croissants primitifs" fast ziemlich gleichzeitig; nur die beiden mittleren Spalten jeder Reihe scheinen zumeist in der Halbirung der dorsalen und ventralen etwas voranzugehen. Schliesslich aber sind in jeder Reihe acht Spalten entstanden, die paarweise nebeneinander liegen und vier „couples de stigmates obliques" bilden. Weiterhin aber theilen sich nicht mehr alle acht Spalten in einer Reihe gleichzeitig, sondern zwei — und zwar die dritte und sechste Spalte vom ventralen oder dorsalen Reihenende aus — bleiben ungetheilt, so dass auf dem folgenden Stadium 14 Stigmata in einer Reihe vorhanden sind. Dann theilen sich nur die beiden äussersten Spalten, die dorsale und ventrale, und damit zählt die Reihe 16 Stigmata. Eine klare Vorstellung von diesen Vorgängen giebt die vorstehende kleine Tabelle, und

man entnimmt aus ihr leicht, dass von einer mittleren Frontal- oder Transversalebene aus (ligne médio-latérale) nach der dorsalen und ventralen Seite hin alle Spalten in gleicher Zahl und spiegelbildlich sich entsprechender Anordnung gelagert sind.

Die Theilung der Protostigmata bei *Styelopsis* unterscheidet sich auf frühen Stadien bereits dadurch von den für *Ciona* beschriebenen Vorgängen, dass, wie aus Textfig. 187 *B* und noch besser aus der folgenden Tabelle zu ersehen ist, auf das Stadium der vier Spalten führenden Reihe ein solches mit sechs Kiemenspalten folgt, das dadurch entsteht, dass sich zunächst nur die ventrale und dorsale Spalte halbiren, während die beiden mittleren vorläufig noch ungetheilt bleiben (V. und IV. Reihe in Textfig. 187 *B*). Die nur ganz vorübergehend bei *Ciona* auftretende sechsspaltige Reihe entstand dagegen durch vorschnelle Theilung der beiden mittleren Spalten. Das Stadium der achtspaltigen Reihe fehlt bei *Styelopsis*, denn es theilen sich alle sechs Spalten ziemlich gleichzeitig, und die Reihe enthält dann 12 Stigmata (III. Reihe in Textfig. 187 *B*). Von diesen halbiren sich zunächst nur vier Spalten, so dass die Querreihe 16 Stigmata aufweist (II), und endlich theilen sich noch die vorletzten am ventralen und dorsalen Reihenende, und damit steigt die Zahl auf 18 Spiracula.

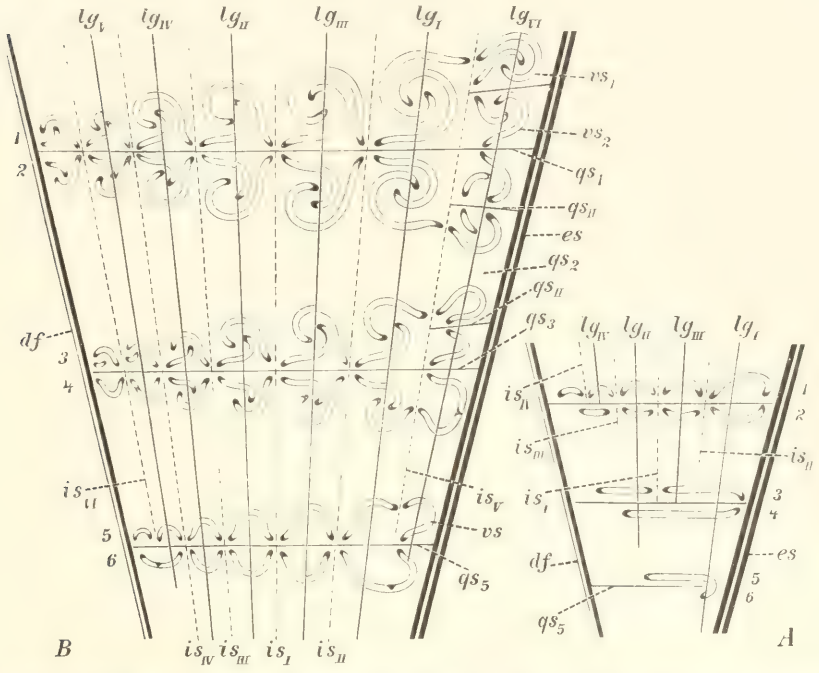
(Tabelle über die Bildung einer Spaltenreihe bei *Styelopsis.*)



So wie bei *Ciona* liegen auch bei *Styelopsis* alle Spalten jeder Seite spiegelbildlich gleich zu einer mittleren Transversalebene. In alten Thieren übersteigt die Spaltenzahl in einer Reihe die hier angenommenen Zahlen 16 und 18 oft sehr bedeutend. Die neuen Spiracula sollen immer nur im Zusammenhang mit den bereits vorhandenen älteren entstehen, von denen sie sich abspalten; und zwar liegen diese jüngsten Spiracula

sowohl an den äussersten Reihenenden ventral und dorsal, als auch intercalar in der Mitte der Reihe.

Fig. 188.



A Schematische Darstellung der Bildung und Theilung der sechs secundären Protostigmata bei *Molgula ampulloides*. *B* Schema der Bildung der Spaltenreihen und Doppelspiralreihen in älteren Stadien. (Nach Selys-Longchamps und Damas).
df = Dorsalfalte; *es* = Endostylseite; is_I—is_{VI} = Sechs interspiraculare Längsgefässe (sinus interspiraux), die die sieben ersten Sichelspalten und die aus ihnen hervorgehenden Doppelspiralen voneinander trennen. lg_I—lg_{VI} = Die sechs ersten inneren Längsgefässe (barres longitudinales), an deren Stelle später Längsgefässgruppen côtes longitudinales) sich finden und die Längsfalten der Kiemen (replis) auftreten. Die römischen Zahlen bedeuten die zeitliche Reihenfolge des Auftretens. qs_1—qs_5 = Die fünf primären (geraden und ungeraden) Quersinus. Da die Spalten in Wirklichkeit viel näher nebeneinander liegen, sind die beiden geraden Quersinus (qs_2, qs_4) viel zu weit gezeichnet. qs_{II} = Die Quersinus zweiter Ordnung; *vs* = Die erste ventrale Spalte in der siebenspaltigen Reihe; vs_1 und vs_2 = Die durch Theilung der *vs*-Spalte entstandenen Tochterspiralen; 1—6 = Die sechs secundären Protostigmata resp. die aus ihnen hervorgegangenen Spaltenreihen und Doppelspiralreihen.

Im Gegensatz zu dieser von Julin beobachteten Gleichmässigkeit der Auflösung der Primärprotostigmata in primäre Spaltenreihen bei *Ciona*, *Stylopsis* und, wie weiter unten (p. 898) dargestellt ist, auch bei *Corella*, scheint mehrfach, wie bereits oben (p. 891) angedeutet wurde, die Theilung in recht unregelmässiger Weise vor sich zu gehen, bis etwa ein Dutzend Spiracula in einer Reihe gesondert sind. Das fanden Willey und ich bei *Ciona* und Selys-Longchamps bei *Ascidiella scabroides*.

In etwas complicirterer Weise vollzieht sich die Theilung der sechs Protostigmata zu den zahlreichen spiraligen Kiemenspalten der *Molgula ampulloides* (Selys und Damas), *Molgula Manhattensis* (Willey) und *Corella parallelogramma* (Selys-Longchamps). Während die Entwickelungsvorgänge bei beiden *Molgula* ganz übereinstimmen dürften, bietet die *Corella* mancherlei Besonderheiten, die sich, wenigstens zum Theil, aus der systematischen Stellung dieser letzteren Gattung, aus der Zugehörigkeit zur Gruppe der Ascidiidae, erklären.

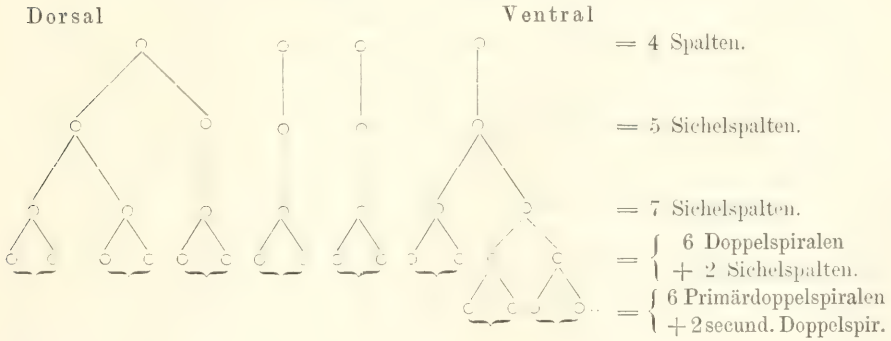
Bei der weiteren Theilung der vier ersten Spalten, die aus jedem der sechs secundären Protostigmata nach zweimaliger Theilung entstanden sind und eine Querreihe bilden, zeigt *Molgula* insofern eine Besonderheit, als zunächst in der Regel nur das dorsale hufeisenförmige Stigma sich halbirt. Dann erst theilen sich das grösste ventrale und mit diesem gleichzeitig abermals das dorsale Stigma, und so entstehen in einer Reihe fünf und dann sieben sichelförmige Spiracula (Textfig. 188 *A*, Reihe 1 und 2; *B*, Reihe 5 und 6). Im Folgenden eilt nun die ganze ventrale, dem Endostyl benachbarte Kiemenregion der dorsalen in der Entwickelung beträchtlich voran, ebenso wie die vorderen schon von allem Anfang an den hinteren. Alle Spalten einer Reihe theilen sich jetzt nicht mehr in gleicher Weise, sondern die erste ventrale Spalte (*vs*) verhält sich anders als die sechs weiter dorsal zu gelegenen. Während eine jede dieser letzteren eine kleine Sichelspalte abschnürt und so zu einem Spaltenpaar wird, das dauernd verbunden bleibt und sich zu einer Doppelspirale aufrollt, weichen die beiden Theilstücke der ventralen Spalte nach vorn und hinten hin auseinander, und zwischen diesen beiden neuen schleifenförmigen Tochterspalten bildet sich ein Quersinus zweiter Ordnung. (Reihe 3 und 4, Textfig. 188 *B*.) In der aus einem Protostigma hervorgegangenen Spaltenreihe finden sich nunmehr sechs Doppelspiralen, die als Primitivspiralen (spirales primitives) bezeichnet werden, und ventral zwei hintereinander liegende Sichelspalten (croissants secondaires von Selys und Damas). Die beiden jede Doppelspirale zusammensetzenden Einzelspalten sind in demselben Sinne spiralig eingerollt.

Die beiden ventralen Sichelspalten jeder Reihe schnüren nun ebenfalls ein Spaltenstück ab und verwandeln sich in Doppelspiralen (spirales secondaires). Die Spiraldrehung der vorderen und hinteren, zu einer Querzone gehörenden Secundärspirale sind genau entgegengesetzt, und zwar ist die Drehung der sechs dem ersten, dritten und fünften Quersinus benachbarten Secundärspiralen dieselbe wie die der übrigen Primitivspiralen derselben Querzone, die alle ganz gleichartig orientirt erscheinen. Die in einer Längsreihe hintereinander liegenden Doppelspiralen zeigen sich sämmtlich in ganz regelmässiger Weise abwechselnd rechts oder links gewunden (Textfig. 188 *B*, 1. und 2. Reihe). Auf diese Weise finden sich in jeder aus einem Protostigma entstandenen Reihe ventral von den sechs Primitivdoppelspiralen zwei Secundärdoppelspiralen. Bei *Molgula ampulloides* tritt auch weiterhin keine Vermehrung der Spiralen-

centra mehr ein, sondern es bestehen nur diese sechs Querzonen von je acht Doppelspiralen. Die Zahl der einzelnen Spaltöffnungen im Bereiche der ursprünglichen Primitiv- und Secundärspiralen nimmt später noch sehr bedeutend zu, indem die langen, spiralig gewundenen Spalten in zahlreiche sich auflösen und theilen, so dass die ursprünglichen Doppelspiralen zu den definitiven Infundibulis sich ausgestalten können.

Während bei zunehmendem Alter die einzelnen Spiracula immer zahlreicher werden und die Regionen der 48 alten Doppelspiralen immer mehr sich ausdehnen, verlieren sich auch die scharfen Grenzen zwischen den einzelnen Zonen, und von vielen Spiraculis lässt es sich nicht mehr bestimmen, welcher Primitivspirale sie ursprünglich angehörten. So weit aber auch ein solches Ineinanderfliessen der ursprünglich scharf gesonderten Regionen vorschreiten kann, so hat es doch nach Selys und Damas eine bestimmte Grenze, und diese führt auf die drei Primärprotostigmata jeder Seite zurück. Denn die Spiracula, die von verschiedenen primären Protostigmen abstammen, treten niemals in innigere Beziehungen zueinander. „Nous arrivons à voir qu'il *existe dans la branchie trois unités fondamentales: les trois paires de protostigmates primaires, qui restent dans tout le cours du développement absolument indépendants.*"

(Tabelle über die Bildung der Spaltenreihen bei *Molgula*.)



Störungen des hier als typisch beschriebenen Verhaltens treten schon auf sehr frühen Stadien ein, und niemals wickelt sich der Process so glatt und regelmässig einfach ab, wie es das Schema in Textfig. 188 zeigt. Immerhin aber bestehen doch stets bestimmte constante Beziehungen zwischen den Spaltenspiralen und den inneren Längsgefässen, die gewisse Eigenthümlichkeiten im Bau der entwickelten Kieme erklären. Die sechs primären inneren Längsgefässe verlaufen so, dass sie mit Ausnahme der äussersten dorsalen Primärspiralen alle andern überbrücken. Das ventrale Längsgefäss zieht über alle zwölf secundären Spaltenspiralen mitten hinweg. Wenn später an die Stellen der sechs ersten Längsgefässe die Längsgefässbündel und die Längsfaltungen der Kieme getreten sind (p. 862), laufen diese über die Mittelpunkte aller Infundibula

hin, genau so, wie auf jüngeren Stadien die ersten einfachen Längsgefässe zu den Spaltenspiralen und noch früher zu den Sichelspalten lagen.

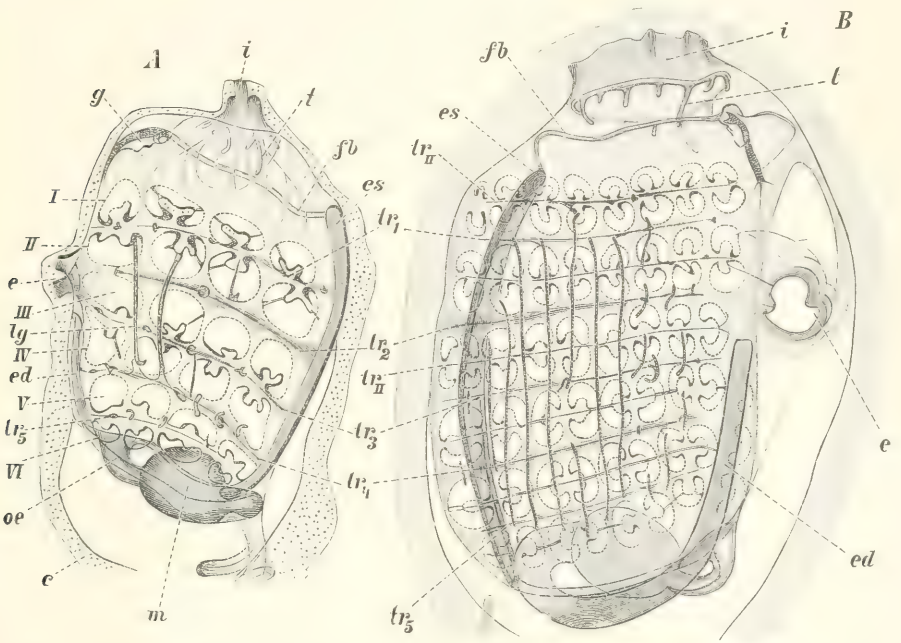
Um sofort auf den ersten Blick eine Vergleichung der Art und Weise der Zerlegung eines Protostigmas in die Spaltenreihe bei *Molgula* mit den Vorgängen bei *Ciona* und *Styelopsis* zu ermöglichen, habe ich oben (p. 897) eine kleine Tabelle eingefügt. Sie gestattet ohne Weiteres den Schluss, dass die Zerlegung des Protostigmas in einzelne Spalten am dorsalen und ventralen Ende viel lebhafter vor sich geht als in der Mitte. Denn während aus den beiden äusseren Spalten der vierspaltigen Reihe je drei Doppelspiralen hervorgehen, bilden die beiden mittleren nur je eine.

Bei *Corella parallelogramma* vollzieht sich die Entwickelung bis zu dem Stadium von sechs aus je vier Stigmata bestehenden Spaltenreihen in der normalen Weise. Hervorgehoben zu werden verdient sogar die Regelmässigkeit und Gleichzeitigkeit der Theilungen aller sechs Protostigmata, so dass, was sonst nur selten eintritt, alle Reihen ziemlich gleichzeitig das viertheilige Stadium erreichen (Textfig. 189 *A*). Alle 24 Spalten jeder Seite stehen in regelmässigen Quer- und Längsreihen, sind halbmondförmig gestaltet und zeigen die Sichelenden nach den ungeradzahligen Transversalgefässen (eins, drei, fünf) gerichtet. Selys-Longchamps bezeichnet die in dieser Weise gestellten Sichelspalten als „croissants verticaux", während Julin, wie mir scheint zweckmässiger, die in derselben Art orientirten Spiracula bei *Ciona* „croissants transverses" nennt. Die folgende Theilung stimmt mit den bei *Ciona* beobachteten Vorgängen überein, denn so wie hier, wird jede Spalte in der Weise halbirt, dass die Anordnung in sechs Querreihen gewahrt bleibt, jede Reihe aber aus acht Spalten besteht. So wie sich aus der Stellung der Sichelformen des vorhergehenden Stadiums ergiebt, sind die acht neuen Sichelspalten nicht mehr nach vorn und hinten, sondern abwechselnd ventral und dorsal zu gekehrt. Selys nennt diese halbmondförmigen Spalten „croissants horizontaux", während es mir geeigneter erscheint, sie als Längssicheln zu bezeichnen. Die beiden hintersten Spaltenreihen der in Textfig. 189 *B* abgebildeten *Corella* zeigen ein solches Stadium der Spaltenreihenbildung.

Durch die folgende Theilung wird jede Sichelspalte wiederum in zwei annähernd gleiche Hälften zerlegt, und zwar in eine vordere und hintere, und da alle Spalten einer Reihe sich nahezu gleichzeitig halbiren, ergiebt sich eine Auflösung jeder Reihe in zwei hintereinander gelegene Reihen von je acht Sichelspalten, die alle transversal verlaufen (croissants verticaux nach der Terminologie von Selys). Haben sich alle sechs Reihen in dieser Weise zerlegt, so entsteht ein Stadium, das durch zwölf Spaltenreihen ausgezeichnet ist, deren jede acht halbmondförmige Spiracula besitzt. In Wirklichkeit findet sich aber ein solches Stadium in typischer Reinheit nicht vor. Da die Entwickelung im vorderen und zum

Theil auch im ventralen Abschnitt des Kiemendarms auf diesen und auch auf allen späteren Stadien immer mehr oder minder rasch voraneilt, ist in diesen Regionen die Theilung bereits vollzogen, während an den anderen Stellen noch die Spalten des sechsreihigen Stadiums unverändert bestehen. So erklärt sich das Aussehen des in Textfig. 189 *B* abgebildeten jungen Thieres, in dem die drei vordersten der sechs ursprünglichen Reihen sich bereits vollkommen getheilt haben, während die beiden hintersten noch unverändert sind und die vierte mit der Auflösung in zwei Reihen am ventralen Ende begonnen hat.

Fig. 189.



A Junge *Corella parallelogramma* mit sechs Kiemenspaltenreihen, deren jede vier Spalten führt. $^{40}/_{1}$. *B* Ein etwas älteres Thier. Noch unvollendete Theilung der sechs Reihen in zwölf, acht Spalten in jeder Reihe, $^{35}/_{1}$. (Nach Selys-Longchamps.)
c = Cellulosemantel; *e* = Egestionsöffnung; *ed* = Enddarm; *es* = Endostyl; *fb* = Flimmerbogen; *g* = Ganglion; *i* = Ingestionsöffnung; *lg* = Innere Längsgefässe; *m* = Magen; *oe* = Oesophagus; *t* = Tentakel; tr_1—tr_5 = Die fünf ältesten Transversalsinus zwischen den sechs Protostigmen; tr_{II} = Die sechs Transversalgefässe zweiter Ordnung; I—VI = Die sechs ersten den Protostigmen entsprechenden Kiemenspaltenreihen.

Dann halbiren sich die acht Spalten in jeder Reihe, und infolge der Horizontalstellung der Sichelform bleiben die Theilproducte in einer Transversalreihe nebeneinander liegen. Daher vermehrt sich die Spaltenzahl jeder Reihe von 8 auf 16, während die Reihenzahl nicht verändert wird. Alle neuen Sichelspalten sind längsgerichtet.

Erst die folgende Theilung ergiebt eine Vermehrung der Reihen von 12 auf 24, von denen jede aus 16 Horizontalspalten besteht. Dann wieder

bilden sich Reihen von 32 Spalten, und so sehen wir in wechselnder Folge immer entweder die Zahl der Reihen oder die der Spalten in jeder einzelnen Querreihe sich verdoppeln, bis die Reihenzahl auf 48 steigt und jede Reihe ungefähr 32 Spalten zählt.

Darnach lässt sich der Entwickelungsgang des Kiemendarms bei *Corella* kurz in folgender Weise charakterisiren:

6	Reihen,	jede	mit	4	transversal verlaufenden	Sichelspalten
6	„	„	„	8	längs „	„
12	„	„	„	8	transversal „	„
12	„	„	„	16	längs „	„
24	„	„	„	16	transversal „	„
24	„	„	„	32	längs „	„
48	„	„	„	32	transversal „	Spiralspalten.

Wie oben schon angedeutet wurde, verläuft die Entwickelung nicht ganz in der hier im Schema wiedergegebenen Weise. Abgesehen davon, dass die Theilung der Spalten vorn rascher erfolgt als hinten und daher auch die Theilung der Reihen von vorn nach hinten zu allmählich fortschreitet, treten auch kleinere Verschiebungen ein, so dass die Reihenstellung der Spalten nicht immer ganz scharf hervortritt. Ueberdies lösen sich gelegentlich auch da und dort regellos Spaltenstücke ab und bilden accessorische Spalten und Spaltenspiralen. Dadurch erleidet der Verlauf der Quersinus mehr oder minder merkliche Störungen, und niemals mehr treten in älteren Thieren die fünf ersten und ältesten Quergefässe, die zwischen den sechs secundären Protostigmen verliefen, noch deutlicher und schärfer hervor, als die später sich bildenden Quersinus.

Die Art und Weise, wie auf allen diesen Stadien die Vermehrung der Kiemenspalten in jeder Reihe bis auf 32 erfolgt, unterscheidet sich von allen anderen Ascidien dadurch, dass in regelmässiger Weise die Verdoppelung der Spalten in jeder Reihe und die Verdoppelung der Spaltenreihen alterniren. Sonst scheint sich stets die directe Zerlegung der secundären Protostigmata durch einfache, typische Quertheilungen bereits ganz vollendet zu haben, wenn die Vermehrung der Reihen beginnt. Bei *Ascidiella* zählt auf diesem Stadium die Primärreihe über ein Dutzend Spalten, bei *Ciona* 16, bei *Styelopsis* 18. Bei *Corella* beginnt die Reihenverdoppelung schon dann, wenn erst acht Spalten durch Theilung eines Protostigmas entstanden sind, und die Vermehrung der Spalten durch Quertheilung in jeder Reihe setzt sich fort bis zu dem Stadium von 24 Reihen.

Während des Ueberganges des 24reihigen Stadiums zum 48reihigen wachsen die einzelnen längs verlaufenen Sichelspalten zu Doppelspiralen aus, indem sich sowohl das vordere wie hintere Ende der Sichel zu einer Spirale selbstständig einrollt. Dann erfolgt in der Mitte eine Durchschnürung, und aus jeder Doppelspirale sind zwei hintereinander liegende, eine vordere und eine hintere, einfache Spiralspalte entstanden, womit die

Kieme 48 Spaltenreihen jederseits erhalten hat. Diese eben geschilderte Art der Entstehung erklärt es, dass sowohl die in einer Reihe nebeneinander, als auch die hintereinander liegenden Kiemenspalten immer abwechselnd links oder rechts gewundene Spiralen darstellen. Es ist selbstverständlich, dass durch die Halbirung einer vollkommenen Spaltenspirale nicht mehr congruente oder spiegelbildlich gleiche Tochterspiralen gebildet werden können. Wohl aber entstehen durch Abschnürung und selbstständige Einrollung der Spiralenden neue Intercalarspalten.

Vergleicht man die Bildung der Kiemenspaltenspiralen bei *Corella* und *Molgula*, so treten, trotz mancher Uebereinstimmung namentlich im Bau der ausgebildeten Kieme, doch sofort auch bemerkenswerthe Gegensätze hervor. Bei *Molgula* beginnt die Spiralbildung der Spalten viel früher, wenn erst sechs Spaltenreihen vorhanden sind. Je zwei aus der letzten Theilung hervorgegangene Spiracula bleiben zu einem Paare verbunden und rollen sich als gleich gerichtete Spiralen zu einer Doppelspirale ineinander ein. Die in einer Transversalreihe nebeneinander liegenden Spiralen sind alle in gleichem Sinne gewunden, die in einer Längsreihe hintereinander liegenden abwechselnd links oder rechts gedreht. Bei *Corella* treten die endgültigen spiraligen Kiemenspalten erst dann auf, wenn 48 Spaltenreihen vorhanden sind. Diese Spiralen sind zunächst einfache, aber es wechselt in regelmässiger Weise die Drehungsrichtung der Spiralen sowohl bei den in den Transversalreihen nebeneinander, als auch bei den in den Längsreihen hintereinander stehenden Kiemenspalten. In ähnlicher Weise finden sich bei *Corella* und *Molgula* Störungen in der regelmässigen, symmetrischen Ordnung der Spalten in älteren Thieren.

Die vorhergehende Darstellung zeigt uns, dass die Auflösung der sechs secundären Protostigmata zu den sechs primären Spaltenreihen bei allen Monascidien, trotz aller nicht unbedeutenden Verschiedenheiten im Einzelnen, doch im Wesentlichen überall in übereinstimmender Weise erfolgt, denn die einzelnen Spiracula der Reihe entstehen direct aus Theilstücken der Protostigmata. Dabei ist es von untergeordneter Bedeutung, ob diese Theilstücke alle immer gleich gross sind und regelmässige Halbirungen eintreten, oder ob ganz verschieden grosse Stücke zu verschiedenen Zeiten sich sondern; der Typus der Spiraculabildung wird dadurch nicht berührt und der Gegensatz zu dem zuerst behandelten Entwickelungsmodus der Kiemenspalten bei Synascidien (p. 869 fg.) bleibt in vollem Umfange bestehen.

Gelegentlich finden sich allerdings Ausnahmen, die beweisen, dass mitunter auch bei den Monascidien die Bildung der sechs primären Reihen nach dem Typus der Synascidien, d. h. in der Weise erfolgen kann, dass die Spiracula als selbstständige Perforationen und nicht durch Theilung grosser Protostigmata entstehen. Freilich handelt es sich in

diesen Fällen nur um eine aberrante Entwickelung nicht aller, sondern nur vereinzelter Spaltenreihen. So beschrieb Selys-Longchamps (1900) eine junge *Ascidiella scabroides*, die links sechs normale Spaltenreihen führte, rechts aber in der vierten und fünften Reihe abnorme Verhältnisse zeigte. In der fünften Reihe fand sich nur eine etwas grössere rundliche Spalte, die aber einem schlitzförmigen Protostigma durchaus unähnlich war; in der vierten Reihe lagen neben zwei Spiraculis einige winzige, weit zerstreute Perforationen, die meines Erachtens nur als selbstständige Durchbrechungen und nicht aus der Theilung eines Protostigmas entstanden sein konnten. Auch bei *Perophora Listeri* habe ich übrigens zuweilen derartig abnorm ausgebildete Spaltenreihen zwischen und neben den normalen angetroffen. In einem Falle waren die beiden hinteren Reihen der linken und die hintersten der rechten Seite zum grössten Theil von winzigen, weit voneinander entfernten, rundlichen Spalten gebildet, die zweifellos selbstständig und voneinander unabhängig sich gebildet haben mussten.

Nachdem bei den Monascidien aus der Theilung der Protostigmata etwa 1—1½ Dutzend Spiracula in jeder Reihe entstanden sind, beginnt gewöhnlich die im folgenden Abschnitt näher beschriebene Vermehrung der Reihen durch Halbirung sämmtlicher Einzelspalten. Die Zahl der Kiemenspalten wächst aber auch weiterhin noch in jeder Reihe, dann aber wohl niemals mehr, oder wenigstens nur ausnahmsweise (*Corella*) durch einfache Zweitheilung der Spalten, so wie es stets auf den frühesten Stadien der Fall war. Immer aber sollen, wie zuerst Willey hervorhob, die neuen Spalten von den älteren aus entstehen, und der Spaltenrand für die neuen Stigmata schnürt sich vom Epithel der alten ab. Bei *Ascidiella* bildet sich entweder am vorderen oder hinteren Spaltenende, dort, wo das verdickte cubische Epithel liegt, ein winziger Divertikel, der später sich abschnürt und zu einer neuen Spalte auswächst. Das Lumen dieser stand also anfänglich mit der alten Spalte im Zusammenhang und entsteht nicht als eine selbstständige Perforation (Selys-Longchamps). Das Letztere stimmt auch für die Spaltenbildung der *Ciona*, nur soll bei dieser der ganze vordere oder hintere Spaltenzipfel sich abschnüren, indem die flachen seitlichen Spaltenränder unmittelbar vor oder hinter dem Zipfel sich zu einem cubischen Epithel verdicken, sich einbuchten und miteinander verwachsen. Das abgeschnürte Spaltenende wächst zu einer neuen Spalte aus, die sich neben die alten in derselben Reihe einordnet (Damas). Eine wesentliche Verschiedenheit zeigen aber diese beiden Modi der Spaltenvermehrung in einer Reihe nicht.

Bei der *Clavelina* fanden wir (p. 881), dass mitten zwischen den alten Spalten einer Reihe neue als selbstständige Perforationen auftraten, und zuweilen traf es sich, dass das Epithel für die neu sich bildenden Stigmata in engster Verbindung mit dem Spaltenrand der alten stand; aber nur selten (p. 880) communicirten die Lumina einer alten und neuen Spaltenanlage miteinander. Nur ausnahmsweise sollen dagegen einzelne

Spiracula der Monascidien als neue Durchbrechungen entstehen. Selys-Longchamps fand solche vollständig isolirte Spaltenanlagen ganz vereinzelt in der Kiemenwand bei einer *Ascidiella,* enthält sich aber jeder Andeutung über die Herkunft dieser accessorischen Spiracula. Meiner Meinung nach können sie sich nur als selbstständige Perforationen zwischen den alten gebildet haben. Ich glaube, dass diese Vermehrungsweise der Spalten innerhalb einer Reihe auch bei Monascidien viel häufiger vorkommt, als jetzt zumeist angenommen wird.

c. Vermehrung der Spaltenreihen. Schon aus der im letzten Abschnitt gegebenen Beschreibung der Kiemenspaltenbildung geht hervor, dass auch in Bezug auf die Vermehrung der Spaltenreihen nicht alle Ascidien sich gleichartig verhalten. Da bei dem zweiten hier behandelten Typus der Spaltenbildung bei Monascidien mindestens sechs Protostigmata entstehen, ist sechs auch die Mindestzahl der Spaltenreihen, die hier ursprünglich auftritt. Die weiteren Reihen bilden sich auf zwei verschiedene Weisen, die durchaus nicht immer auf verschiedene Arten beschränkt sind, sondern an den verschiedenen Stellen eines Kiemenkorbes gleichzeitig nebeneinander vorkommen können (*Styelopsis*).

Die Zahl der Spaltenreihen kann dadurch über sechs hinausgehen, dass mehr als sechs secundäre Protostigmata entstehen und diese hinteren und jüngsten Protostigmata (protostigmates surnuméraires Julin's) sich in gleicher Weise wie die vorderen in Spaltenreihen verwandeln. Wie bereits oben (p. 892) ausgeführt worden ist, bilden sich bei *Styelopsis* ungefähr ein Dutzend Protostigmata und dementsprechend auch sofort ebensoviele Kiemenspaltenreihen. Wo bei den stockbildenden Ascidien eine grössere Anzahl von protostigmaähnlichen Querschlitzen auftritt, scheinen diese sich nur ausnahmsweise in Spaltenreihen umzuwandeln. Während Garstang im Oozooid von *Botryllus aurolineatus* fünf Protostigmata in Umbildung zu Spaltenreihen beobachtete, zeigen die Abbildungen, die Pizon von *Botrylloides rubrum* gegeben hat, sieben ungetheilte Protostigmata. Ebenso sollen sich nach Garstang von den acht Protostigmen bei *Thylacium Sylvani* nur die fünf vorderen in Spalten zerlegen (p. 888 fg.).

Allgemein verbreitet ist bei den Monascidien ein zweiter Modus der Vermehrung der Kiemenspaltenreihen. Er besteht im Wesentlichen darin, dass alle Spalten einer Reihe, oft ganz oder nahezu gleichzeitig, in zwei hintereinander liegende Spiracula sich theilen, so dass aus einer Querreihe zwei geworden sind. Diese Verdoppelung der Reihen beginnt zumeist am Vorderende der Kiemen und schreitet mehr oder minder rasch nach hinten zu fort, so dass schliesslich in den meisten Fällen alle sechs aus den Protostigmen hervorgegangenen Reihen halbirt werden. Zuweilen beginnt aber auch die Entwickelung hinten und schreitet nach vorn zu vor. Bei *Styelopsis* beginnt und vollzieht sich die Theilung der ersten Reihe, während am Hinterende des Kiemendarms noch neue Protostigmata sich bilden (Textfig. 187, p. 892). Nach und nach aber verdoppeln

sich auch alle hinteren Primärreihen. Bei *Ciona* scheint zumeist die Verdoppelung der Spaltenreihen zwar ebenfalls von vorn nach hinten zu fortzuschreiten, in jeder Reihe aber in der Mitte zu beginnen und dann erst nach dem dorsalen und ventralen Reihenende hinüberzugreifen (Julin). Bei *Ascidiella* würde nach Selys die Halbirung der Reihe an beliebig verschiedenen Stellen, beginnen können. Wiederholte Verdoppelungen der neu entstandenen Reihen ermöglichen das Auftreten so grosser Reihenzahlen, wie sie an einem früheren Orte (p. 382) beschrieben wurden.

Die Vermehrung der Kiemenspaltenreihen der Monascidien über die Sechszahl hinaus ist neuerdings besonders von Selys-Longchamps, Damas und Julin beobachtet worden, nachdem bereits früher Willey darauf aufmerksam gemacht hatte, dass bei *Ciona* die Reihen sich dadurch verdoppeln können, dass alle nebeneinander liegenden Spalten sich quertheilen. Diese Art der Verdoppelung der Reihen gilt gegenwärtig als die einzige Vermehrungsweise der Kiemenspaltenreihen, und sie hängt zusammen mit dem Auftreten parastigmatischer Quergefässe und mit deren Umbildung zu inneren, zwischen den neu entstandenen Spaltenreihen verlaufenden Quergefässen (siehe oben, p. 857). Die oben beschriebene Zunahme der Quersinus giebt uns daher ein deutliches Bild von dem Wachsthum der Spaltenreihenzahl. Niemals sollen normaler Weise neue Reihen intercalar zwischen den alten dadurch entstehen, dass an den betreffenden Stellen selbstständige Perforationen sich bilden.

Ausnahmsweise fand allerdings Selys-Longchamps bei *Ascidiella* in einem breiten interspiracularen Quersinus, der zwei alte Kiemenspaltenreihen trennte, zwei regelmässige Reihen sehr kleiner Perforationen. Eine reguläre Halbirung der benachbarten Spaltenreihen konnte nicht vorhergegangen sein, und es ist mit der Möglichkeit zu rechnen, dass hier thatsächlich eine Intercalation zweier neuen Reihen durch selbstständig aufgetretene Spalten erfolgte.

Die erste Verdoppelung der primären Spaltenreihen beginnt, wenn die Zahl der Spiracula in der Reihe etwas mehr als ein Dutzend beträgt; nach Julin finden sich dann bei *Ciona* 16, bei *Styelopsis* 18 Kiemenspalten. Wohl in der Mehrzahl der Fälle theilt sich zuerst die vorderste Reihe (*Ciona*, *Styelopsis*), zuweilen aber auch (*Ascidiella scabroides*) die letzte (VI). Dementsprechend scheint auch auf den folgenden Stadien bald die vordere, bald die hintere Kiemenregion in der Entwickelung vorauszueilen. Das wichtige, wie es scheint sehr vielen Ascidien gemeinsame Merkmal liegt aber darin, dass die den sechs primären Spaltenreihen entsprechenden Zonen des Kiemendarms sich während der ganzen Entwickelung getrennt erhalten, so dass auch im ausgebildeten Thiere die Sechstheilung der Kieme sich nachweisen lässt und manchmal sogar ziemlich deutlich hervortritt. Durch mehrere aufeinanderfolgende Theilungen geht schliesslich aus jeder Primärreihe eine ganze Gruppe von Spaltenreihen hervor, und diese Verdoppelungen der Reihen erfolgen

in jeder der sechs Zonen bis zu einem gewissen Grade selbstständig und unabhängig voneinander.

Bei vielen Molguliden (*Molgula ampulloides, Eugyra*) treten sehr frühzeitig die Doppelspiralen auf, und damit erscheint eine weitere Vermehrung der Reihen durch einfache Halbirung aller Spiralen so gut wie ausgeschlossen. So bleiben nur die sechs Primärreihen, allerdings in ganz veränderter Form, bestehen. Die Zahl der einzelnen Spiracula kann sich noch sehr bedeutend vermehren, so dass die Infundibula sehr complicirt werden, aber die sechs Querreihen, in denen sie angeordnet sind, treten doch oft so scharf hervor, dass man in ihnen sofort die sechs Protostigmata erkennt. Allerdings macht Selys-Longchamps darauf aufmerksam, dass doch auch je zwei Reihen, die in letzter Instanz aus einem Primärprotostigma entstanden sind, in innigere Verbindung treten können, und dann lassen sich nur noch drei vollständig voneinader gesonderte Zonen in der Kieme unterscheiden (vgl. p. 897). Bei den Ascidiiden scheinen fast durchweg die sechs Zonen ganz getrennt nebeneinander zu bestehen, wenigstens sehr lange Zeit. Bleiben die fünf primären Quergefässe stets stärker ausgebildet, so sind die sechs Zonen auch im voll entwickelten Thiere leicht unterscheidbar (*Ciona,* zuweilen *Ascidiella*). Holen die secundären Quergefässe zweiter oder auch höherer Ordnungen die erster Ordnung im Wachsthume ein, so fehlt ein sicherer Anhalt, wohin die Grenzen der sechs Zonen zu verlegen sind, obwohl diese sich getrennt erhalten haben (*Corella*). Endlich können aber thatsächlich auch die sechs Zonen ganz undeutlich werden und ineinanderfliessen, wenn sich zwischen ihnen accessorische Spalten oder Spiralen entwickelt haben (vgl. hier auch oben p. 858).

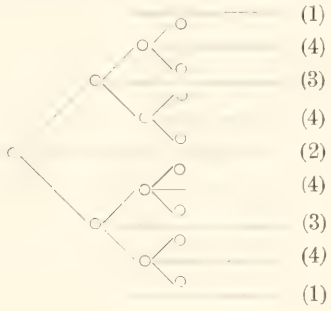
Die Reihenfolge, in der sich die sechs Primärreihen bei *Ascidiella scabroides* verdoppeln, ist nicht ganz constant, nur scheint stets die hinterste mit der Halbirung zu beginnen und dann die vorderste zu folgen. Sind 12 Reihen entstanden, so theilt sich wiederum zuerst die hinterste. Im vollständig ausgebildeten Thier haben sich sämmtliche alten Reihen mindestens dreimal nacheinander getheilt, so dass aus jeder Primärreihe acht secundäre entstanden sind, zwischen denen in gesetzmässiger Weise die inneren Quergefässe der verschiedenen Ordnungen angeordnet erscheinen. In den vier mittleren Zonen (II—V) scheinen nur diese Reihenverdoppelungen vorzukommen, so dass für sie das folgende Schema zu gelten hat, in dem jede Spaltenreihe durch einen Kreis dargestellt wird und auch die Quergefässe durch die entsprechenden Zahlen*) vertreten sind. (Vgl. Tabelle I.)

In der I. Zone sind bereits mehr als acht Spaltenreihen ausgebildet, denn es haben sich die beiden vorderen Reihen abermals getheilt, und

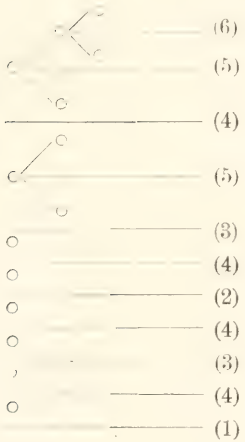
*) Die Erklärung der Formeln ist bereits oben (p. 859) gegeben worden.

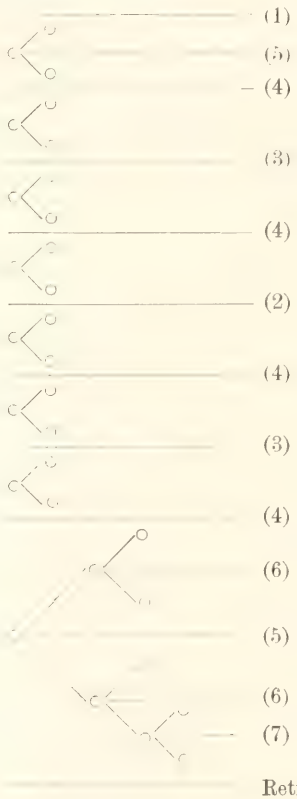
auch die vorderste dieser vier neu entstandenen Reihen hat sich wieder verdoppelt. Daher zählt die erste Zone 11 Spaltenreihen. (Tabelle II.) In der VI. Zone erscheint die Zahl der Reihen bis auf 19 herangewachsen, denn es haben sich alle acht Reihen, die denen der mittleren Zone gleichwerthig

I. Tabelle über die Zerlegung einer primären Spaltenreihe in die acht Spaltenreihen der der II.—V. Zone bei *Ascidiella*.



II. u. III Schematische Darstellung der Vermehrung der Kiemenspaltenreihen in der I. und VI. Zone bei *Ascidiella scabroides*.
Die Zerlegung der primären Spaltenreihe in acht Reihen ergiebt sich aus der vorhergehenden Tabelle.





Retropharyngealrinne.

sind, verdoppelt. Ferner haben sich auch schon wieder die beiden letzten Reihen von diesen getheilt, und auch die hinterste von diesen beiden zuletzt entstandenen hat sich bereits gespalten. Daraus ergiebt sich, dass die VI. Zone gegenüber der I. genau um eine Verdoppelung der Spaltenreihen voraus ist. So wie in der I. Zone die vordersten Reihen den anderen in der Entwickelung vorangehen, ist das in der VI. Zone mit den hintersten Reihen gegenüber den vorderen der Fall (Tabelle III).

Bei *Ciona intestinalis* folgen einander viel zahlreichere Reihenverdoppelungen als bei *Ascidiella*, und in alten Thieren findet man in jeder Kiemenzone 64—128 und noch mehr Spaltenreihen. Es scheint, dass während des ganzen Lebens eine Zunahme der Reihen erfolgt, und je grösser und älter die Thiere sind, um so reicher gegliedert erweist sich die Kieme. Die sechs Zonen bleiben stets nachweisbar, und die vorderste soll, wenigstens in jüngeren Thieren, die an Spaltenreihen reichste sein. In älteren müssten allerdings die hinteren Zonen die versäumten Reihenverdoppelungen wieder nachholen, denn Damas (1901) zeichnet in jeder Zone gleichmässig 32 Spaltenreihen.

Das Vorauseilen des vorderen Kiemenabschnitts in der Entwickelung prägt sich bei *Ciona* übrigens nicht nur in der Bildung der Spaltenreihen und Quergefässe aus, sondern in gleicher Weise auch in der Kiemenmusculatur, die zwischen den beiden Epithelschichten der Kieme in den Blutlacunen der primären Leibeshöhle entsteht (p. 598 fg.). Diese Kiemenmuskeln entstehen nicht gleichzeitig zuerst in allen fünf Quergefässen erster Ordnung, dann in den sechs zweiter Ordnung u. s. w., sondern es schreitet die Entwickelung allmählich von der I. Zone nach den hinteren zu fort, und nur innerhalb derselben Zone bestimmt die Ordnungszahl der Quergefässe die Reihenfolge des Auftretens der Musculatur. Daher sieht man in der I. Zone bereits in den Gefässen erster und zweiter Ordnung Muskelzüge, wenn in den hintersten Zonen überhaupt noch keine Kiemenmuskeln aufgetreten sind. Bei *Ciona* scheint es zweifelhaft, ob diese Muskeln aus den schon früher in den Gefässen befindlichen Mesodermzellen hervorgehen, wie Lahille für *Glossophorum* angenommen hatte. Nach Damas bilden sich die Kiemenmuskeln der *Ciona* im engsten Zusammenhange mit der Musculatur der Trabekel (p. 496), und zwar sollen sie von der allgemeinen Leibesmusculatur aus sich abspalten und durch die grossen dorsalen Trabekel in die Kiemenwandungen hineinwachsen, indem sie den Weg der grossen Gefässe verfolgen. Daher treten die Muskelzüge in den Kiemengefässen vorn zuerst nicht an allen Stellen, sondern nur dorsal auf und wachsen später erst allmählich immer weiter ventral zu.

Während bei *Ciona* und vielen anderen Ascidiiden und Cynthiiden die Verdoppelung einer Reihe erst dann eintritt, wenn die längsgestreckten Kiemenspalten ihre endgültige Form und zumeist auch volle Grösse erreicht haben und in grösserer Zahl in einer Reihe nebeneinander liegen, beginnt bei *Corella* die Vermehrung der Reihen schon auf einem viel früheren Stadium, lange bevor die typische Spiralform gewonnen ist. So

sind bereits 12 Spaltenreihen vorhanden, wenn die Spiracula noch halbmondförmig erscheinen, zu je acht eine Reihe bilden und noch mehrfache Theilungen durchzumachen haben, bis in einem späteren Altersstadium endlich die definitiven Spiralspalten sich zu bilden beginnen (vgl. Textfigur 189, p. 899). Dieses letztere geschieht erst dann, wenn sich die Reihen bis auf 48 vermehrt haben. Während aller dieser früheren Entwickelungsvorgänge konnten wir bei jeder Spaltenvermehrung ein regelmässiges Alterniren in der Art feststellen, dass die eine Halbirung eine Verdoppelung der Spaltenzahl in jeder Reihe bedingte, die folgende Spaltentheilung aber zu einer Verdoppelung der Spaltenreihen führte. Weiter oben (p. 898 fg.) ist das bereits eingehend auseinandergesetzt worden.

Bei *Molgula ampulloides* (*Eugyra* und anderen Molguliden) bleibt die Zahl der Kiemenspaltenreihen infolge des ausserordentlich frühzeitigen Auftretens der Doppelspiralen eine sehr geringe. Im Wesentlichen persistiren die sechs, den sechs Protostigmen entsprechenden Primärreihen, und nur am ventralen Reihenende leitet sich die Verdoppelung zu zwölf Doppelspiralreihen ein (vgl. p. 896 fg.). Mit dieser geringen Zahl der Querzonen hängt es zusammen, dass jede dieser sich über einen relativ viel bedeutenderen Theil der Kieme ausdehnt, als eine Querreihe von Kiemenspalten der Ascidiiden. Eine fertig ausgebildete Doppelspirale der Molgulidenkieme entspricht in Wirklichkeit nicht nur zwei definitiven Spiraculis einer Ascidiide, sondern einer ganzen, grösseren Spaltengruppe.

3. **Allgemeines über die beiden Typen der Kiemenspaltenbildung.** Die auf den vorhergehenden Seiten (p. 869 fg., p. 881 fg.) gegebene Beschreibung der Bildung der Kiemenspalten bei den einfachen und zusammengesetzten Ascidien hat das Vorkommen von zwei verschiedenen Entwickelungstypen erwiesen. Allerdings sind diese beiden Modi nicht streng auf zwei Ascidiengruppen vertheilt, denn der zweite, gewöhnlich die Monascidien kennzeichnende Typus findet sich auch bei Synascidien (z. B. Botrylliden) neben dem ersten Bildungsmodus vor, und überdies ist es durchaus nicht ausgeschlossen, dass auch in der Monascidienkieme da und dort sich einzelne Spalten als selbstständige Perforationen bilden, wie es für die meisten zusammengesetzten Ascidien typisch ist.

Ich habe bereits an einer anderen Stelle darauf aufmerksam gemacht, dass auch die Bildung der sechs Primärspaltenreihen ausnahmsweise bei den Monascidien nicht nur durch Theilung der Protostigmata erfolgt, sondern dass auch neue Perforationen, wie bei den Synascidien, auftreten können (p. 902). Und ebenso fanden wir auch in älteren Spaltenreihen nicht immer das neue Spiraculum als Divertikel des alten Spaltenepithels auftretend, denn gelegentlich bildeten sich mitten in den Reihen neue Perforationen (p. 903). Damit scheinen die beiden Entwickelungstypen der Spalten weniger scharf getrennt, als jetzt gewöhnlich angenommen wird.

Immerhin wird die hohe Bedeutung der Unterschiede in der Kiemenspaltenbildung nicht unterschätzt werden dürfen, und jedenfalls

hat es sich als unzutreffend erwiesen, dass, wie Julin behauptete, die Kiemenspalten einer Reihe niemals aus zahlreichen selbstständig und voneinander gesonderten Perforationen hervorgehen. Ich möchte aber nicht unterlassen, an dieser Stelle besonders hervorzuheben, dass weder Garstang noch ich daran gedacht haben, die beiden in der Ontogenie auftretenden Bildungsarten der Kiemenspalten auf zwei phylogenetisch ganz verschiedene und auf zwei gesonderte Ascidienstämme beziehbare Processe zurückzuführen, sondern dass wir stets der Ansicht waren, dass es sich nur um zwei Modificationen eines ursprünglichen Vorganges handele. Ich hatte bereits 1893 erwähnt, „dass es a priori wahrscheinlicher ist, es stelle die bei *Clavelina* auftretende Bildungsweise eine cänogenetisch verkürzte Form jener anderen dar". Da wir stets die bei der Knospung der Ascidien auftretenden Erscheinungen gegenüber der Embryonalentwickelung mehr oder minder stark verändert, und zwar immer verkürzt antreffen, konnte ich meine Auffassung durch den Hinweis auf die von Garstang beschriebene Entwickelungsweise von *Botryllus* stützen, bei dem die Kiemenspalten im Embryo nach Art von *Ciona*, in den Knospen nach dem Typus der *Clavelina* entstehen, „obwohl diese Thatsachen gar nicht besonders stark ins Gewicht fallen". Eigentlich bedarf es gar keiner näheren Begründung, dass die Kiemenspaltenbildung bei den Synascidien, bei denen alle Perforationen, die überhaupt auftreten, sich direct in die definitiven Spiracula verwandeln, den directeren und kürzeren Entwickelungsgang darstellt, als die Bildungsweise bei den Monascidien, bei denen die primären Perforationen zwar nur in geringer Zahl sich bilden, aber niemals direct zu den endgültigen Kiemenspalten werden, sondern zuvor noch mannigfache Theilungen und Veränderungen zu durchlaufen haben. Diese beiden Entwickelungsphasen der Spiracula der Monascidien, Bildung der Primärspalten und Verwandlung dieser in die definitiven Spalten, erscheinen bei den meisten Synascidien in einen Vorgang zusammengezogen. Für die Annahme, dass erst im Verlaufe der Ontogenie der Monascidien die Auflösung einer ursprünglich directen Entwickelung der Kiemenspalten in zwei Phasen eingetreten sei, scheint mir jede Grundlage zu fehlen, und daher werden wir das Auftreten von primären und secundären Protostigmen auf einen alten phylogenetischen Vorgang zurückführen müssen. Dieser ist freilich jetzt nicht mehr vollkommen palingenetisch in der embryonalen Entwickelungsgeschichte der Ascidien erhalten, aber die vergleichende Betrachtung der Monascidien-Entwickelungsvorgänge, die den phylogenetischen Processen wenigstens ähnlich sein müssen, dürfte doch einen Rückschluss auf diese letzteren gestatten.

Bevor wir in diese rein hypothetische Erörterung eintreten, möchte ich noch einige Bemerkungen über gewisse Unterschiede und andererseits auch Uebereinstimmungen in den beiden Arten der Kiemenspaltenbildung vorausschicken. Es ist das Verdienst von Julin, in seiner neuesten Arbeit (1904) nachgewiesen zu haben, dass die beiden Bildungsweisen der

Kiemenspalten nicht immer so scharf voneinander unterschieden sind, als es bisher angenommen wurde, und dass es Zwischenformen giebt, die den Gegensatz überbrücken.

Solche Zwischenstadien lehren uns die Embryonalentwickelung und auch die Knospung von *Distaplia* und *Perophora* kennen. Denn wie oben (p. 874 u. 877) ausgeführt worden ist, finden sich bei den Knospen dieser Ascidien zuerst an den Stellen, an denen später die vier Spaltenreihen liegen, vier streifenförmige Verdickungen des Kiemendarmepithels, und in jedem dieser Streifen entstehen die definitiven Spiracula als selbstständige Perforationen. Die vier Streifen entsprechen der Lage nach durchaus vier secundären Protostigmen, und solche würden in der That gebildet werden, wenn an Stelle der zahlreicheren Spiracula jeder Reihe immer nur eine grosse Querspalte zum Durchbruch gelangte. Spätere Theilungen einer solchen grossen Querspalte müssten zu einem ganz gleichen Endstadium führen, wie es das bei den Knospen direct erreichte ist. Die Spaltenbildung bei den Embryonen dieser Ascidien erfolgt im Wesentlichen in der gleichen Weise, nur dass die in einer Querreihe gelegenen Spiracula weniger gleichzeitig, sondern mehr nacheinander zum Durchbruch gelangen. Ziemlich allmählich schreitet die Bildung der Spalten in jeder Reihe nach der Ventralseite zu vor, und die dorsalen Perforationen jeder Reihe bilden sich im engsten Zusammenhang miteinander, bevor noch eine strangförmige, quer verlaufende Verdickung des Kiemendarms aufgetreten ist (Textfig. 182 *E*, p. 872).

Eine besondere Erwähnung verdient ein Unterschied, der bei der Vermehrung der Spaltenreihen bei Monascidien und bei *Clavelina* sich bemerklich macht. Wenn bei *Clavelina* die vier ersten Kiemenspaltenreihen sich gebildet haben, erfolgt die weitere Zunahme der Reihen lediglich an den äussersten vorderen und hinteren Rändern des Kiemendarmes, während zwischen den alten Reihen, in der Mitte der Kieme, keine neuen mehr gebildet werden. Es sind also im Wesentlichen nur zwei terminale Wachsthumszonen für die ganzen Reihen vorhanden, während neue Einzelspalten freilich auch an anderen Stellen entstehen können (vgl. oben, p. 879). Nachdem hingegen bei den Monascidienembryonen die sechs ersten Spaltenreihen aus den secundären Protostigmen entstanden sind, bilden sich überall in deren ganzen Bereich, auch zwischen den alten Reihen, neue, indem nach und nach, von vorn nach hinten zu fortschreitend, alle sechs ersten Reihen Halbirungen erfahren können. Ob dieser Gegensatz ein allgemein gültiger, alle Monascidien einerseits, die knospenbildenden andererseits charakterisirender ist, vermag ich nicht zu entscheiden, wenngleich es mir nicht sehr wahrscheinlich dünkt.

Die in dem vorhergehenden Abschnitt mitgetheilten Thatsachen über die Bildung der primären und secundären Protostigmata (p. 883 u. fg.)

haben das Ergebniss gebracht, dass wahrscheinlich bei allen Monascidienembryonen jederseits nur drei selbstständige Perforationen auftreten, aus denen alle zahlreichen definitiven Spiracula sich ableiten. Die durch Selys-Longchamps, Damas und zuletzt durch Julin bekannt gewordenen Vorgänge bei der Bildung der drei primären Protostigmata und deren Theilung in die sechs secundären und nicht zum geringsten auch die Vermehrung der secundären Protostigmata am Hinterende der Kieme bei *Styelopsis* (Textfig. 187) scheinen es nahezulegen, von einer typischen Branchiomerie der Ascidienkieme zu sprechen und die drei primären Spaltenpaare als Andeutungen von drei phylogenetisch sehr alten und ursprünglichen, wahren Segmenten aufzufassen. Zweifellos vertragen sich die Ergebnisse der neuesten Untersuchungen mit dieser Ansicht viel besser als die älteren Befunde von Van Beneden und Julin und von mir an *Ascidiella* und *Ciona*. Van Beneden und Julin hatten seinerzeit mit Recht betont, dass die von ihnen beobachtete Reihenfolge des Auftretens der sechs für ursprünglich gehaltenen Primärspalten sich mit den Vorstellungen über die Bildungsweise echter Segmente kaum in Uebereinstimmung bringen lässt. Sowohl die von den belgischen Forschern festgestellte Reihe II, IV, V, I, III, VI, als auch die von mir bei *Ciona* beobachtete I, IV, III, II, V, VI (vgl. die Tabelle auf p. 887) zeigen für die ersten Kiemenspaltenreihen durchaus nicht das für die Segmentation charakteristische Auftreten der jüngsten segmentalen Bildungen am Hinterende.

Bereits Willey (1893) hatte aus seinen oben (p. 884) mitgetheilten Befunden geschlossen, dass die Stammform der Ascidien jederseits drei Kiemenspalten besessen haben müsse. Ich habe aber schon früher (1893 und in einem Referat über Willey's Arbeit im Zoolog. Centralblatt, Bd. I, 1894) betont, dass Willey's Beobachtungen eine derartige Schlussfolgerung durchaus nicht als nothwendig erscheinen lassen. Denn thatsächlich beobachtet hatte Willey bei *Ciona* vier Paar selbstständig auftretende Perforationen, die sich jederseits in sechs hintereinander liegende Querspalten verwandeln. Die vier ersten Querspalten leitete er von einer ursprünglichen ab, und dass die an erster und vierter Stelle liegenden Spalten in der Embryonalentwickelung selbstständig und unabhängig voneinander auftreten, deutete er als einen cänogenetischen Vorgang. Mit derselben Berechtigung liessen sich aber auch die ontogenetisch selbstständig auftretende fünfte und sechste Spalte von einer gemeinsamen Urspalte entstanden denken, und dann hätte die Stammform der Ascidien nur zwei Spaltenpaare besessen. Versteht man sich überhaupt einmal zu der Annahme, dass cänogenetische Vorgänge zu einem zahlreicheren Auftreten von primären Protostigmen in der Embryonalentwickelung führen, so könnten, ebensogut wie vier Paar Spalten, auch drei und selbst zwei nicht mehr der ursprünglichen Zahl entsprechen, sondern bereits eine secundär eingetretene Vermehrung bedeuten.

Wie gross die Zahl der als selbstständige Durchbrechungen auftretenden Protostigmata werden kann, beweisen, von *Botryllus* und *Thylacium* abgesehen, die Pyrosomen, die Willey den Ascidien zuzählt. Bei den Pyrosomen*) zeigen die Kiemenspalten zeitlebens das Aussehen der über die ganze Kiemendarmbreite sich erstreckenden schlitzförmigen Protostigmata. Wer also die Pyrosomen direct von solchen Ascidien ableitet, die nur drei Paar Protostigmata besassen, muss zugeben, dass die Zahl dieser plötzlich ausserordentlich steigen kann. Das gleiche erweisen die Embryonen aller der Ascidienarten, deren Kiemenspalten nach dem oben (p. 869 fg.) geschilderten ersten Typus sich entwickeln, und alle Ascidienknospen. Es besteht also die Möglichkeit, dass bei der Vorfahrenform der Ascidien nur ein einziges Paar Perforationen vorhanden war.

Wer allerdings die durch Selys und Damas bekannt gewordenen Entwickelungsvorgänge bei Monascidien als palingenetische auffasst, wird der Thatsache, dass sämmtliche definitiven Spiracula aus drei primären Spaltenpaaren ihren Ursprung nehmen, eine hohe Bedeutung beimessen und zum mindesten alle einfachen Ascidien von einer letzten gemeinsamen Vorfahrenform ableiten, die jederseits drei Kiemenspaltenreihen oder doch wenigstens drei primäre Protostigmata führte. Zu diesem Ergebniss ist jüngst auch Julin gelangt, der sich dahin äussert: que toutes les Ascidies simples, dont le développement a été étudié jusqu' à ce jour, sont des Tuniciers pourvus de trois paires de fentes branchiales."

Solange man keine Ascidien kannte, bei denen eine noch geringere Zahl primärer Protostigmata als drei Paar auftrat, musste es naheliegen, so wie es anfänglich auch Willey gethan hatte, sämmtliche Ascidien auf eine mit drei grossen Querspaltenpaaren ausgestattete Urform zurückzuführen. Damit stand auch in vollster Uebereinstimmung, dass die geringste Zahl der Kiemenspaltenreihen, die bei ganz ausgebildeten Ascidien beobachtet worden war, ebenfalls nur drei Paar betrug (p. 377 u. 382). Zwar hatte Milne-Edwards eine *Clavelina* beschrieben, die jederseits nur zwei Kiemenspaltenreihen tragen sollte; ich habe aber gezeigt (1884), dass diese theoretisch so bedeutungsvolle Form keine besondere Species bildet, sondern nur ein Jugendstadium darstellt einer solchen Art, die im Alter durch zahlreichere Spaltenreihen ausgezeichnet ist (p. 870). Mit dem grössten Interesse habe ich daher die Mittheilung Julin's (1904) vernommen, dass er eine neue Ascidie aufgefunden hätte, die *Archiascidia neapolitana*, die unter allen bekannten Arten die tiefste Ausbildungsstufe darstellt, da sie nur zwei Spaltenreihen jederseits besitzt. „Elle est caractérisée par la présence d'un cloaque et de deux paires de fentes branchiales, placées l'une derrière l'autre, mais subdivisées de façon à constituer deux paires de rangées de stigmates branchiaux." Die Existenz einer

*) Auf die ganz abweichende Auffassung über die Bedeutung der Pyrosomen-Kiemenspalten, die letzthin Julin vertreten hat, werde ich in einem späteren, die Pyrosomen speciell behandelnden Abschnitt näher eingehen.

derartigen Ascidie ist a priori sehr wahrscheinlich, indessen sind die Angaben Julin's leider nur so unvollständig und auch die beigefügte Zeichnung so unvollkommen, dass wir über den Bau dieser wichtigen Form bislang nur ganz ungenügend aufgeklärt worden sind und mit Spannung den in Aussicht gestellten ausführlicheren Schilderungen entgegensehen müssen. Bis dahin erscheint es mir allerdings noch nicht ganz ausgeschlossen, dass auch eine andere Deutung des Kiemenbaues möglich ist.

Julin leitet diese *Archiascidia* direct von einer hypothetischen Vorfahrenform ab, die an der Wurzel des gesammten Ascidienstammes stehen soll und als *Protoascidia* bezeichnet wird. Diese Stammform besass wahrscheinlich noch keine Cloake, und der Kiemenkorb führte jederseits nur zwei primäre, schlitzförmige Protostigmata. Ihre hohe Bedeutung verräth sich auch dadurch, dass noch jetzt in der ontogenetischen Entwickelung sehr zahlreicher Ascidien, und zwar der einfachen sowohl wie der knospenbildenden, vorübergehend ein Stadium auftritt, in dem erst zwei Spalten jederseits zum Durchbruch gelangt sind. Während bei den Monascidien ein phylogenetisch höheres Stadium dadurch erreicht wird, dass ein drittes primäres Protostigmenpaar entsteht, bleiben bei anderen Ascidien, wie bei *Distaplia* und *Perophora*, nur die beiden ersten Paare bestehen, und nur von diesen stammen alle die zahlreichen Spiracula der fertig entwickelten Kieme ab. Bei *Archiascidia* erfolgt die Weiterbildung der Kieme nur bis zur Auflösung eines jeden Protostigmas in eine Spaltenreihe: bei *Distaplia* und den anderen hierher gehörenden Ascidien vermehren sich überdies noch die durch Theilung der beiden Protostigmata entstandenen Spaltenreihen, denn alle diese Formen sind „des Tuniciers pourvus de deux paires de fentes branchiales, subdivisées en plusieurs rangées de stigmates branchiaux".

Ich bin davon entfernt, zu bestreiten, dass in der Embryonalentwickelung der *Distaplia* und *Perophora*, so wie Julin es beschrieben hat, nur zwei primäre Spaltenpaare auftreten, aus denen sämmtliche definitiven Spiracula der vier Reihen sich herleiten. Für *Clavelina* aber gilt, wie ich oben erwiesen habe, dieser Bildungsmodus nicht, und die Zahl der selbstständig auftretenden Perforationen ist hier eine viel grössere. Nach dem oben entwickelten Gesichtspunkt, dass eine secundäre Vermehrung der ersten selbstständig auftretenden Spalten überall und jederzeit eintreten könne, verträgt sich mit dieser Thatsache sehr wohl die phyletische Abstammung der *Clavelina* von einer mit zwei Spaltenpaaren versehenen Vorfahrenform. Immerhin aber möchte ich vorläufig doch noch Bedenken tragen, die ganze Ascidienklasse lediglich nach dem Verhalten in der Entwickelung der Kiemenspalten einfach in zwei Gruppen zu theilen, die auf eine Stammform mit zwei oder mit drei primären Protostigmapaaren zurückzuführen wären. Die fehlende Kenntniss von der Entwickelung der Kiemen, besonders der meisten Synascidien, würde es uns unmöglich machen, die systematische Stellung zahlreicher Ascidiengruppen von diesem Standpunkt aus auch nur einigermassen sicher zu beurtheilen.

Ganz unabhängig von diesen Erwägungen über eine mit zwei oder drei Primärspaltenpaaren ausgerüstete Stammform aller Ascidien ist die Frage, ob die Stammform aller Tunicaten nur ein oder mehrere Spaltenpaare besessen habe. Ich glaube schon längst überzeugend nachgewiesen zu haben (1885), dass es mit den vergleichend anatomischen und auch entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen völlig unvereinbar ist, für den ganzen Tunicatentypus eine durch mehrere (drei) Spaltenpaare ausgezeichnete Vorfahrenform anzunehmen, sondern es konnte diese nur ein primäres Spaltenpaar besessen haben. Auf eine solche Vorfahrenform ist in letzter Instanz auch die ganze Ascidienklasse zurückzuführen, und zu dieser Auffassung hat sich nunmehr auch Willey (1899) bekannt, und andere Forscher sind darin gefolgt.

Die noch bestehenden Controversen betreffen im Wesentlichen die Stellung der Appendicularien. Da die Appendicularien jederseits nur ein Spiraculum besitzen, könnten sie keinesfalls der Tunicatenstammform sehr nahe stehen, wenn diese bereits drei Spaltenpaare zur Ausbildung gebracht hätte. Neuerdings ist aber wieder mehrfach die Stellung der Appendicularien nahe der Wurzel des Tunicatenstammes in Zweifel gezogen worden, und Willey hat den Versuch unternommen, nachzuweisen, dass es sich nicht um ursprüngliche, sondern um weit rückgebildete Formen handelt. Er stützt sich dabei auf das Verhalten der Flimmergrube (Hypophysis), des Herzens und der Segmentation des Ruderschwanzes. Ich kann aber eine solche Beurtheilung der Organisation und der systematischen Stellung der Appendicularien in keiner Weise theilen und vermag nirgends deutliche Anzeichen einer vollzogenen Rückbildung zu erkennen. Im Besonderen habe ich (1894, 1900) den Nachweis geführt, dass die angebliche Segmentation des Schwanzes überhaupt keine Segmentation bedeutet, und dass der eigenartige Bau des Ruderorgans sich am wenigsten durch Rückbildung eines ursprünglich gegliederten Leibesabschnittes erklären lässt.

Eine andere, neuerdings wieder mehrfach vertretene Auffassung geht dahin, dass die Appendicularien geschlechtsreif gewordene, mehr oder minder erheblich cänogenetisch umgestaltete Larvenformen von Ascidien seien. Zunächst möchte ich daran erinnern, dass diese Ansicht nichts weniger als neu und originell ist, wie manche zu glauben scheinen. Sie bedeutet vielmehr eine Rückkehr auf einen Standpunkt, den die Wissenschaft vor mehr als 50 Jahren eingenommen hat, als man vom Bau der Appendicularien noch höchst ungenaue Vorstellungen gewonnen hatte. Zuerst hielten viele die Appendicularien für Ascidienlarven, die ihre Entwickelung noch nicht vollendet hätten. Als man aber die Geschlechtsorgane auffand, musste man zur Einsicht gelangen, dass es sich um besondere Thierarten handelt, die sich weiterhin nicht mehr in festsitzende Ascidienformen metamorphosiren können. Namentlich Leuckart hat die Frage erörtert, ob die Appendicularien nicht als geschlechtsreif gewordene geschwänzte Larvenformen zu betrachten seien (vgl. oben, p. 65 u. fg.).

Letzthin hat auch Plate (Descendenztheoretische Streitfragen, 1903. Biologisches Centralblatt, Bd. 23, p. 715) die Appendicularien als ein typisches Beispiel für geschlechtsreif gewordene Larven angeführt. Mit Kollmann bezeichnet er derartige Erscheinungen im Geschlechtsleben der Thiere als Neotenie, und er versteht darunter „Beschleunigung der Fortpflanzungsperiode, so dass diese während der Larvenzeit eintritt" (Ueber die Bedeutung des Darwin'schen Selectionsprincips, 1903, p. 22). In der zuerst genannten Schrift erklärt Plate: „Neotenie bedeutet, dass alle Organe mit Ausnahme der Geschlechtsorgane gehemmt wurden und ihre jugendliche Form bewahren; die Species sinkt gleichsam von der einmal erreichten Höhe zurück, indem die Geschlechtsreife vorzeitig eintritt und daher zusammenfällt mit einem mehr oder weniger ausgesprochenen infantilen Habitus." Alle diese Definitionen treffen aber meines Erachtens auf die Appendicularien nicht zu. Wären diese Tunicaten geschlechtsreife Larvenformen von Ascidien, so müsste man zunächst feststellen, zu welchen Ascidien diese oder jene Appendicularien als Larven gehören. Wenn freilich vielleicht auch nicht gefordert werden darf, die verschiedenen Appendicularien zu bestimmten Arten oder Gattungen der Ascidien in Beziehung zu bringen, so wird man doch, herrschte in Wirklichkeit Neotenie im Sinne Plate's, verlangen müssen, dass wenigstens die Zusammengehörigkeit zu grösseren Gruppen, mindestens zu bestimmten Familien, der festsitzenden Tunicaten klar erwiesen werde. Diese Nothwendigkeit haben die älteren Autoren vor mehr als 50 Jahren durchaus anerkannt. So versuchte Joh. Müller die von ihm entdeckte *Vexillaria*, bei der er allerdings die Geschlechtsorgane übersehen hatte, als die Larve von *Amaroucium proliferum* zu deuten, und Leuckart müht sich vergeblich, eine *Oikopleura* als die geschlechtsreife Jugendform einer bestimmten Ascidie zu erweisen, aber nur darüber macht er sich schlüssig, dass es sich nicht um eine *Phallusia* oder eine Synascidie handeln könne. C. Vogt wieder glaubt, dass die von ihm beschriebene *Oikopleura* und *Fritillaria* mit Geschlechtsorganen ausgestattete Jugendformen von pelagisch lebenden, *Doliolum* ähnlichen, vielleicht im ausgebildeten Zustande noch unbekannten Tunicaten sein dürften, gewiss aber nicht Ascidienlarven, weil deren Bau zu verschieden sei.

Seither haben wir eine grössere Anzahl verschiedener Appendicularienspecies kennen gelernt, und es hat sich bei deren bedeutenden Unterschieden im Bau die Nothwendigkeit herausgestellt, nicht nur neue Gattungen, sondern auch verschiedene Familien aufzustellen. Andererseits sind auch viele neue Ascidienlarven beschrieben worden, die sehr verschiedenen Gruppen angehören. Die Hoffnungen der älteren Autoren, durch die späteren Entdeckungen die Zusammengehörigkeit der verschiedenen Appendicularien mit bestimmten Ascidien oder anderen Tunicaten erwiesen zu sehen, haben sich in keinem einzigen Falle erfüllt. Im Gegentheil haben alle späteren Untersuchungen nur gelehrt, dass zwischen allen Appendicularien und Ascidienlarven ein scharfer und durchgreifender

Unterschied besteht, und bei aller Variabilität der einen und anderen wird es keinem Kundigen begegnen dürfen, dass er auch nur in einem Falle beide Formen verwechselt. Sollte zufälligerweise einmal eine Appendicularie keine Geschlechtsorgane entwickeln, so wird sie trotzdem nicht für eine Larve gehalten werden können. Und wenn vielleicht eine Ascidienlarve frühzeitig die Geschlechtsorgane zur Entwickelung brächte, so könnte sie deshalb doch nicht den Appendicularien zugezählt werden, denn es müsste sofort möglich sein, sie zu der betreffenden Species oder doch wenigstens zu einer verwandten Ascidiengattung in Beziehung zu bringen. Die Appendicularien bilden also eine von allen anderen Tunicaten scharf abgegrenzte natürliche Gruppe, der wir den Werth einer Klasse zuerkennen, und die wir in eine Anzahl natürlicher Familien zerlegen müssen. Keine dieser letzteren zeigt zu irgend einer Ascidiengruppe und deren Larvenformen innigere Beziehungen als zu den anderen Familien oder Gruppen der Appendicularien. Die Unterschiede im Bau der Appendicularien, die dazu führen, diese in Familien und kleinere Gruppen zu theilen, haben mit den Organisationsverschiedenheiten und mit der systematischen Eintheilung der ausgebildeten Ascidien nichts zu thun. Der Auffassung, dass die Appendicularien geschlechtsreif gewordene Jugend- oder Larvenformen der Ascidien darstellen und in ähnlicher Weise wie der Axolotl durch „Neotenie" entstanden seien, fehlt jede berechtigte Grundlage.

Alle diese Gründe, die ich eben gegen Plate's Auffassung vorgebracht habe, gelten in gleicher Weise gegenüber den Ausführungen Perrier's und Gravier's (1902). Diese Forscher sprechen sich insofern etwas bestimmter über die Stellung der Appendicularien aus, als sie diese Thiere für geschlechtsreif gewordene Larven von Monascidien erklären, „des larves permanentes, légèrement modifiées d'Ascidies simples". Dass sie von Monascidienlarven ausgehen, hat wohl darin seinen Grund, dass diese, ähnlich wie die Appendicularien, noch einen sehr primitiven Kiemenbau zeigen und niemals Knospenanlagen produciren. Dass aber die Appendicularien keinesfalls nur wenig veränderte („légèrement modifiées") Monascidienlarven sein können, ergiebt sich aus den vorhergehenden Darlegungen, wie ich glaube, mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit, umsomehr, als wir zur Ueberzeugung gelangt waren, dass die Appendiculariengruppe überhaupt nicht dem Auftreten von „Neotenie" ihre Entstehung verdankt. Die Neotenie bedeutet nur einen speciellen Fall der Erscheinungen, die Perrier als Tachygenese zusammenfasst. Bei der Tachygenese handelt es sich um eine bestimmte Art cänogenetischer Ontogenie, die im Wesentlichen dadurch gekennzeichnet ist, dass eine mehr oder minder auffallende Beschleunigung in der Entwickelung der Organe oder Gewebe hervortritt. Ein solches frühzeitiges Auftreten in der ontogenetischen Entwickelung kann die verschiedensten Organe auszeichnen. Bald sind es mehrere Organe, die verfrüht auftreten, bald ist

es nur eines; hat sich der Geschlechtsapparat früh entwickelt, so liegt Neotenie vor.

Die Synascidienlarven sind zumeist dadurch ausgezeichnet, dass ihr Kiemendarm und Verdauungstractus, sowie das Herz eine viel höhere Ausbildungsstufe erreicht haben, als bei freischwimmenden Larven der Monascidien, und überdies beginnen zuweilen bereits die Embryonen der zusammengesetzten Ascidien mit der Knospenbildung (vgl. Textfig. 163. p. 783). Die Tachygenese der jetzt lebenden Larven äussert sich also in einer ganz andern Weise, als sie sich angeblich bei den Appendicularien ausgebildet haben müsste, denn sie betrifft niemals die Geschlechtsorgane. Würde aber jemals eine geschwänzte Monascidienlarve geschlechtsreif werden, so würde sie, wie ich bereits oben hervorgehoben habe, niemand für eine Appendicularie halten können, sondern jeder Kundige müsste sofort sehen, dass es sich um eine Larve handelt.

Nur wer alle derartigen Erwägungen völlig unbeachtet lässt, wird sich zu dem Standpunkt bekennen können, dass die Appendicularien geschlechtsreif gewordene Ascidienlarven sind und daher für die Beurtheilung der Verwandtschaftsbeziehungen der Tunicaten eine ganz untergeordnete Bedeutung haben. In diesem Urtheil werden wir uns dadurch nicht irre machen lassen dürfen, dass diejenigen, die die Entstehung der Appendiculariengruppe durch Neotenie oder Tachygenese erklären, in der nachdrücklichsten Form das Gegentheil behaupten: in den pelagisch lebenden Appendicularien mehr oder minder ursprüngliche Tunicaten erkennen zu wollen, sei „absolument inexact". Perrier und Gravier fassen ihr Urtheil über die hier vertretene Auffassung der Stellung der Appendicularien im Tunicatenstamm dahin zusammen: „C'est un renversement complet de l'arbre généalogique des Tuniciers, dont les modifications deviennent alors inintelligibles, tandis que dans l'hypothèse inverse tout est clair, précis et facile à expliquer par les considérations les plus simples."

Unsere Untersuchungen haben uns zu einem genau entgegengesetzten Ergebniss geführt, und wir erkannten die Appendicularien als eine ursprüngliche, den Tunicatenstammformen am nächsten stehende Gruppe. Daraus ergiebt sich der weitere Schluss, dass die drei oder zwei primären Protostigmenpaare der Ascidien als eine neue Erwerbung der festsitzenden Formen aufzufassen sind, und dass nur ein Spaltenpaar als allen Tunicaten ursprünglich eigenthümlich anzusehen ist. Auch Julin (1904) nimmt eine derartige mit einem Spaltenpaar versehene Stammform für sämmtliche Tunicaten an und nennt sie *Prototunicata*. Diese besass noch keine einheitliche Cloakenhöhle, sondern, so wie es noch jetzt bei den Appendicularien der Fall ist, beide Spalten öffneten sich getrennt nach aussen. Auch bei den Salpen bestehen noch die beiden riesig erweiterten primären Protostigmata ungetheilt, jedoch erfolgte bereits eine Vereinigung der äusseren Kiemenspaltenöffnungen durch die Bildung einer Cloakenhöhle. Bei Pyrosomen und, wie Julin glaubt, auch bei den Dolioliden hat sich das Primärprotostigma jeder Seite in eine Spaltenreihe zerlegt. Dass ich die

Pyrosomenkieme anders beurtheile, habe ich oben bereits angedeutet: aber ich möchte an dieser Stelle diese Frage ebenso unerörtert lassen, wie die vorhin ebenfalls berührte, ob in der That, wie Julin meint, die Entwickelung des Kiemenkorbes in zwei Etappen weiterschritt, in der Art, dass zunächst ein zweites und dann ein drittes Protostigmenpaar auftrat. Im Allgemeinen bin ich allerdings geneigt anzunehmen, dass eine Steigerung der Zahl der Spaltenreihen in den verschiedenen Ascidiengruppen mehrmals selbstständig eingetreten sein könnte. Das oft ausserordentlich variable Verhalten der Reihenzahl bei ganz nahe Verwandten lässt eine solche Annahme nicht ganz unwahrscheinlich, wenn freilich auch nicht nothwendig erscheinen.

Unter diesen Voraussetzungen kann von einer Homologisirung der definitiven Spiracula oder der verschiedenen Spaltenreihen der Ascidien mit mehreren bestimmten Kiemenspalten des *Amphioxus* keine Rede sein. So haben auch Van Beneden und Julin (1886) jede Homologie der Kiemenspalten bei Tunicaten und *Amphioxus* in Abrede gestellt, während Julin neuerdings (1904) das erste primäre Protostigmenpaar oder die aus diesem hervorgehenden Spaltenreihen bei Salpen und Ascidien einer Kiemenspalte der Vertebraten, allerdings ist nicht gesagt welcher, gleichwerthig setzt. Auch Willey hat versucht, das vorderste primäre Protostigmenpaar der Ascidien mit einer Kiemenspalte der Vertebraten zu homologisiren, und zwar sollte es bei *Amphioxus* eine erste, später wieder verschwindende Spalte sein, der diese phylogenetisch wichtige Bedeutung zukäme. Als eine solche rudimentäre Kiemenspalte deutet er nämlich die kolbenförmige Drüse des *Amphioxus*, eine Auffassung, gegen die sich jedenfalls sehr gewichtige Bedenken erheben lassen. Die Gleichsetzung solcher in ihrer gesammten Entwickelung so völlig abweichenden Gebilde, wie sie die später atrophirende kolbenförmige Drüse und das in Spaltenreihen sich auflösende erste Primärprotostigma der Ascidien sind, halte ich für durchaus verfehlt.

d. Der Verdauungstractus.

Die Umbildungen, die der Verdauungstractus nach der Festsetzung der Larve erfährt, sind im Vergleich zu den Veränderungen, die den Kiemendarm betreffen, unbedeutend. Da häufig schon in der freischwimmenden Larve die Gliederung der Darmschleife in Oesophagus, Magen, Mittel- und Enddarm eingetreten ist (p. 814), beschränkt sich die weitere Entwickelung auf eine Grössenzunahme der einzelnen, immer schärfer sich sondernden Abschnitte und auf gewisse, in der Regel nur unbedeutende Lageverschiebungen des Tractus.

Die Drehung der Darmschleife erfolgt gewöhnlich in demselben Sinne wie die Verschiebung des Endostyls, den wir bei den freischwimmenden Larven zumeist noch nach vorn gekehrt fanden, während

er später ganz ventral liegt. Bei *Clavelina* liegt die Darmschleife, und zwar besonders der aufsteigende Intestinalast, in älteren Embryonen ungefähr parallel zum Endostyl, wie das auch im ausgebildeten Thier der Fall ist. Da aber der Endostyl seine definitive Lage früher erreicht, finden sich auf den Zwischenstadien der jüngsten festsitzenden Thiere Darm und Endostyl in Winkelstellung zueinander (vergl. Fig. 3, 8, 6, Taf. XXVIII mit Fig. 1, Taf. XXXI). Bei *Ascidia mentula* (Textfig. 167, p. 804) scheint die Verschiebung der Darmschleife ebenfalls nicht sehr bedeutend zu sein, dagegen wird in jungen Thieren die Schleifenform complicirter.

Die mit dem Verdauungstractus im Zusammenhang stehenden Drüsen entstehen fast immer erst nach der Festsetzung der Larve; vielleicht nur in manchen Synascidienlarven, deren gesammte Organisation eine sehr weit vorgeschrittene Ausbildungsstufe aufweist, hat bereits die Entwickelung der Darmdrüsen ihren Anfang genommen.

Ueber die Entstehung der darmumspinnenden Drüse habe ich bereits an früherer Stelle berichtet (p. 475). Im Gegensatz zu älteren Angaben darf als durchaus feststehend anerkannt werden, dass das Organ in allen seinen Theilen aus einer Ausstülpung des Darmcanals selbst hervorgeht und daher entodermalen und nicht mesodermalen Ursprungs ist. Dass da und dort Mesodermzellen sich an die entodermalen Röhren anlegen, hat keine wesentliche Bedeutung. Alle genaueren Beobachtungen stimmen darin überein, dass die gesammte Drüse aus einer einzigen Entodermausstülpung hervorgeht, die sich am blinden Ende dichotomisch verästelt und vergrössert, während die ursprüngliche Ausstülpungsstelle zur definitiven Mündung des ausführenden Drüsencanals in den Darm wird. Ob in den wenigen Fällen, in denen zwei gesonderte Canäle in die Darmschleife eintreten, auch zwei getrennte Entodermausstülpungen von allem Anfang an die Drüse bilden, ist nicht sichergestellt. Wahrscheinlicher dürfte es sein, dass erst eine nachträgliche Spaltung der ursprünglich einheitlichen Bildung eintrat.

Gewöhnlich etwas später als die darmumspinnende Drüse bildet sich die Leber. Aus dem Bau des fertigen Organs ergiebt sich, dass es stets mehrere Ausstülpungen des Magens oder eines bestimmten Abschnitts der Darmschleife sind, die zur Leber werden. Die Zahl und Anordnung sowie die Art der Verzweigungen der primären Leberaussackungen variiren ausserordentlich und stehen mit den Verschiedenheiten im Zusammenhang, die wir oben (p. 469 fg.) im Organ der ausgebildeten Ascidie kennen gelernt haben.

c. Das Herz, Pericard und Epicard (Perivisceralhöhle der Ciona).

Die in einem vorhergehenden Abschnitt (p. 817 fg.) beschriebene Sonderung des primären Herzbläschens in Herz- und Pericardialwand und die Ausbildung des Epicards oder des diesem homologen Organs erfolgen

sehr häufig erst in einer späteren Lebensperiode, nachdem die Larve sich festgesetzt und ihren Ruderschwanz verloren hat (*Ciona* und die Monascidien). Wo aber alle diese Gebilde bereits in der freischwimmenden Larve wohl differenzirt vorhanden sind, erscheinen die Umbildungen des centralen Gefässapparates und der benachbarten Organe im festsitzenden Thier nur unbedeutend.

Das von der Herz- und Pericardialwand gebildete Doppelrohr nimmt nach der Festsetzung der freischwimmenden Larve in allen Fällen noch bedeutend an Grösse zu und verändert oft noch erheblich seine Gestalt, wenn die Form im ausgebildeten Thier eine complicirtere ist. Dazu treten Lageveränderungen und Verschiebungen, die sich ohne Weiteres aus dem oben geschilderten Bau der entwickelten Ascidie ergeben. In histologischer Beziehung erfährt nun die Herzwand dadurch eine erhebliche Veränderung, dass an der der Herzhöhle zugekehrten Seite quergestreifte Muskelfibrillen zur Ausscheidung gelangen. Allerdings konnten Herzcontractionen gelegentlich bereits bei freischwimmenden Larven beobachtet werden. Die Pericardialwand behält das Aussehen eines immer mehr sich abflachenden feinen Epithels und verwächst mit dem umgebenden Bindegewebe und dessen Intercellularsubstanz, so dass sie trotz aller Feinheit ziemlich straff ausgespannt bleibt, während das Herz pulsirt. Bei der Ausscheidung der die Pericardialhöhle erfüllenden Flüssigkeit dürften wahrscheinlich die plasmareicheren Zellen der Herzwand eine erheblichere Bedeutung haben.

Das Epicard fanden wir in der freischwimmenden Larve als zwei symmetrisch gelagerte, der Medianebene dicht benachbarte Röhren, die vorn mit dem Kiemendarm im Zusammenhang standen, hinten blind endigten und zum Theil die Dorsalwand des Pericardiums bedeckten (p. 823). Bei manchen Ascidien können die beiden vorderen Verbindungen mit der Kiemendarmhöhle zeitlebens bestehen, bei anderen aber schliessen sie sich vollständig, und es scheint sogar das Epicard von der hinteren Kiemendarmwand sich völlig loslösen und als ein selbstständiges Gebilde bestehen zu können; wenigstens vermochte Kowalevsky bei *Amaroucium proliferum* keinen Zusammenhang mehr in alten Thieren nachzuweisen (p. 565).

Im ganzen mittleren Bereich, oft bis weit nach hinten und vorn hin, vereinigen sich die beiden Epicardialröhren zu einem einheitlichen, medianen Epicardialsack, der zwar der Pericardialwand dicht anliegen kann, aber niemals mit ihr innig verwächst und verschmilzt. Auch bei *Didemnum niveum* finden sich nach Salensky (vgl. oben, p. 762) auf einem bestimmten Stadium zwei Epicardialröhren vor, die vom Entdecker als Kiemenschläuche bezeichnet und den Procardialröhren Van Beneden's verglichen wurden. Von den vereinigten Blindenden der beiden Schläuche sollte sich das primäre Herzbläschen abschnüren, während die basalen Theile des paarigen Epicards eine allmähliche Rückbildung erfahren. Eine solche Degeneration des Epicards ist aber bei

keiner andern knospenbildenden Ascidie beobachtet worden, und es ist nicht sehr wahrscheinlich, dass gerade bei *Didemnum* die Aufgabe des paarigen Epicards nur darin bestehen sollte, das primäre Herzbläschen zu bilden, das bei allen Ascidien, über die bisher genaue Untersuchungen vorliegen, völlig unabhängig vom Epicard entsteht. Bei *Diplosoma* soll der Epicardialsack von allem Anfang an als eine einheitliche, unpaarige Ausstülpung der Anlage des späteren Kiemendarms entstehen; wenigstens erwähnt Salensky ausdrücklich, dass in jedem der beiden ersten aus dem Ei entstandenen Individuen (d. h. das Oozooid und das erste Blastozooid) nur ein „Kiemenschlauch" auftrete. Trifft das zu, so erwiese sich die *Diplosoma*-Entwickelung in dieser Beziehung verkürzt: doch fanden spätere Beobachter auch bei *Diplosoma* paarige Epicardialanlagen.

Dem Epicard kommt eine hohe Bedeutung bei der Bildung der Knospen zu. Die Vorgänge, die dazu führen, dass das Knospenentoderm ganz oder zum Theil aus den Epicardialwänden entspringt, sind so complicirt, dass sie erst in dem folgenden, die Ascidienknospung behandelnden Capitel erörtert werden können. Hier möchte ich nur die Bemerkung vorausschicken, dass die Betheiligung des Epicards bei der Knospung durchaus nicht allen stockbildenden Ascidien eigenthümlich ist. Abgesehen davon, dass bei zahlreichen Synascidien ein Epicard überhaupt nicht nachgewiesen worden ist (Botryllidae, Polystyelidae), geht auch bei *Clavelina* die Entodermbildung der Knospen nicht von dem typischen Epicard, sondern wahrscheinlich vom Pericard aus.

Van Beneden und Julin (1886) haben zwar nachdrücklich behauptet, dass das Epicard der *Clavelina*-Larve nach der Festsetzung des geschwänzten Stadiums an Volumen sehr bedeutend zunehme, nach hinten hin über das Herzende hinauswachse und die Scheidewand in den Stolonen bilde, aus der das Knospenentoderm entsteht. Indessen haben die Autoren keine beweisenden Abbildungen vorgelegt, und ich selbst habe schon vor mehreren Jahren über 5 mm lange, aus dem Ei entwickelte Oozooide der *Clavelina* beobachtet, die bereits die Anlagen der Geschlechtsorgane besassen, deren Epicard aber noch immer ein Stück vor dem Pericard endete. Den Angaben Van Beneden's zufolge hätte ich erwarten müssen, dass ein Fortsatz des Epicards bereits in das hinterste Ende des Thieres eingetreten sei, um in die Stolonen als deren Scheidewand hineinzuwachsen. Davon war aber nichts zu bemerken, wohl aber zog sich das hinterste Ende des Pericards in einen langen Zipfel aus, der als eine zweischichtige Lamelle noch weit hinten in der primären Leibeshöhle zu erkennen war. Neuerdings hat Kuhn (1903) eine Anzahl Schnitte durch ein derartiges Stadium abgebildet, in denen das Pericardende deutlich zu erkennen ist. Daher scheint es am wahrscheinlichsten, dass dieser Pericardialfortsatz und nicht das Epicard zum Stolonentoderm wird. Allerdings darf ich nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, dass bisher, wie ich wenigstens annehmen muss, niemand das Auftreten der ersten Knospe am Oozooid der *Clavelina* beobachtet hat, und daher

sind meine eben vorgetragenen Bemerkungen durch die directe Beobachtung noch nicht bestätigt worden.

Es ist oben (p. 569fg.) ausgeführt worden, dass die Perivisceralhöhle der *Ciona* dem Epicard zu homologisiren ist, und die bereits mitgetheilten Entwickelungsvorgänge bestätigen diese Deutung. Für die morphologische Gleichwerthigkeit dieser beiden Organe hat sich auch Julin (1899) mit besonderem Nachdruck erklärt, und er versucht seine Auffassung ebenfalls durch die embryologischen Thatsachen zu stützen, die er selbst bei *Ciona* und *Clavelina* festgestellt zu haben glaubte. Seine Beobachtungen haben sich aber als irrthümlich erwiesen, und weder bei *Ciona* noch bei *Clavelina* entstehen Herzbläschen und Epicard aus einer gemeinsamen Anlage, die als Procardialröhre bezeichnet werden darf (vgl. p. 819fg.). Würden daher bei *Ciona*, wie Julin erwiesen zu haben glaubte, thatsächlich das Herzbläschen und die Perivisceralhöhle aus einem gemeinsamen Procard entstehen, so könnte dieser Bildungsmodus mit besserem Recht gegen als für die Homologisirung jener Höhlung mit dem Epicard angeführt werden. Die Thatsache, dass das Stoloentoderm der *Clavelina* vom Pericard, und nicht vom Epicard des Oozooids entspringt, während die Mantelgefässe der *Ciona* eine entodermale Scheidewand besitzen, die vom Epithel der linken Perivisceralhöhle ausgeht (p. 573), legt andererseits wieder den Schluss nahe, dass die morphologische Uebereinstimmung zwischen den Stolonen der *Clavelina* und den Gefässe führenden Haftfortsätzen der *Ciona* keine so vollkommene ist, wie gewöhnlich angenommen wird.

Auch bei *Styelopsis grossularia* und *Lithonephria eugyranda* glaubt Julin (1899) ein Epicard nachgewiesen zu haben. Die Eier der letztgenannten Ascidie sind sehr dotterreich, und der Embryo verlässt daher auf einem sehr hohen Stadium der Ausbildung das Mutterthier, während bei *Styelopsis* erst nach der Festsetzung der im Brutraum entwickelten geschwänzten Larve die Herzbildung ein vorgeschritteneres Stadium erreicht. Bei *Styelopsis* soll jederseits von der Retropharyngealrinne, bei *Lithonephria* aber (Textfig. 190, p. 926) nur rechts eine Procardialausstülpung des Kiemendarms auftreten. Das rechte Procard theilt sich in das primäre Herzbläschen (sac péricardique) und das rechte Epicard, während die linke Ausstülpung der *Styelopsis* als linkes Procard stets ungetheilt verharrt. Von diesen Bildungen stellt aber nur das primäre Herzbläschen die Anlage perennirender Organe dar, indem es, so wie bei allen Ascidien, Herz und Pericard hervorgehen lässt. Das rechte Epicard und das linke Procard sollen aber im weiteren Verlaufe der Entwickelung wieder vollständig rückgebildet werden.

Es ist ohne Weiteres ersichtlich, dass Julin's Deutung der embryonalen Kiemendarmfaltungen als Procard resp. als Epicard lediglich darauf beruht, dass das primäre Herzbläschen in der angegebenen Weise sich abtrennt. Nachdem aber jetzt der Nachweis geführt ist, dass das primäre Herzbläschen sich ganz unabhängig vom Epicard bildet und ein

Procard in der von Van Beneden und Julin angenommenen Form und Bedeutung bei Monascidien und Socialen überhaupt nicht vorkommt, fehlt jener Deutung jede Grundlage. Aber selbst, wenn Julin's Voraussetzung richtig wäre, müsste die Deutung der linken Kiemendarmausstülpung als linkes Procard im höchsten Masse unsicher erscheinen, da ja gerade das nach Julin charakteristische Merkmal des Procards, nämlich Betheiligung an der Bildung des primären Herzbläschens, auf diese Darmfaltung nicht zutrifft. Meines Erachtens fehlen also bei diesen Monascidien alle Anzeichen für das Vorkommen von epicardialen Bildungen.

Dass übrigens Julin's Angaben für die Molguliden nicht zutreffend sind, hat kürzlich erst Damas (1902) dargethan. Besonders für *Molgula echinosiphonica* hat er ausgeführt, dass das primäre Herzbläschen aus einem unpaaren, aber ein wenig rechtsseitig, neben dem Nierensack gelegenen soliden Zellhaufen entsteht. Der Ursprung dieser Zellgruppe konnte nicht festgestellt werden; wahrscheinlich handelt es sich um Mesodermelemente. Dieses Ergebniss ist im Hinblick auf die zahlreichen genauen Untersuchungen an anderen Ascidien, bei denen zweifellos eine entodermale Entstehung der Herzblase nachgewiesen wurde, immerhin auffallend und fordert eine Nachuntersuchung. Merkwürdig ist auch der weitere Entwickelungsgang insofern, als der solide Zellhaufe sich erst verhältnissmässig sehr spät aushöhlen und in ein Bläschen verwandeln soll. Vollständig zutreffend ist es aber, wenn Damas die von Julin gegebene Deutung der rechten Kiemendarmfalte bei *Lithonephria* als rechtes Procard oder Epicard durchaus zurückweist. Diese Falte hat mit der Bildung eines Epicards sicher nichts zu schaffen, sondern ist die Entodermausstülpung, die das hintere rechte Protostigma entstehen lässt.

Es ist oben (p. 820) bemerkt worden, dass manche Beobachter das primäre Herzbläschen durch Verschmelzung zweier ursprünglichen, paarig gelagerten Bläschen entstehen lassen. Wenn auch diese Herkunft des Herzens in dem einen oder andern Fall sich als zutreffend erweisen sollte, so ist sie doch zweifellos für manche Ascidien bereits als unmöglich dargethan, und jedenfalls handelt es sich dabei nicht um ein allgemein gültiges und ursprüngliches Vorkommen. Es ist daher nicht zutreffend, wenn Lang (1902, 1903) die folgende Darstellung von der Herzbildung bei Tunicaten giebt: „Der Ventralseite des Darmepithelrohres liegen zwei pericardiale Cölomblasen an, die, aneinander stossend, durch eine aus zwei Lamellen bestehende Scheidewand getrennt sind. Diese beiden Lamellen weichen jedoch an der dem Darme zugekehrten Seite auseinander, so dass zwischen ihnen und dem Darme ein ventraler Darmblutsinus, das primitive Tunicatenherz, entsteht. Die doppellamellige Scheidewand unter diesem Herzen (das ventrale Mesocardium) verschwindet frühzeitig, so dass das Kardio-Pericard einen Trog mit doppelter Wand darstellt, dessen Oeffnung dem Darm zugekehrt ist."

Gegenüber dieser Darstellung erwies sich uns die Bildung des Herzens in Wirklichkeit beträchtlich einfacher und verkürzt, vor allem

dadurch, dass die Bildung eines „Mesocardiums" ganz unterbleibt und daher die spätere theilweise Rückbildung dieses Organs gar nicht erst zu erfolgen hat. Wenn auch nach beiden Darstellungen die Herzhöhle lediglich als ein Theil der primären Leibeshöhle, und die Pericardialhöhle als ein von allem Anfang an von dieser gesonderter Raum erscheinen, so bestehen doch noch gewisse Gegensätze. Namentlich in dem Fall treten diese besonders hervor, wenn die beiden Blätter der die zwei pericardialen Cölombläschen trennenden Scheidewand nicht dorsal, dicht unter dem Darm, sondern in der Mitte auseinanderweichen und zwischen sich die Herzhöhle auftreten lassen, die dann im Moment ihrer Entstehung vollkommen abgeschlossen erscheint. Die schmale dorsale Scheidewand des Mesocards bleibt als Raphe erhalten, die ventrale wird resorbirt, während vorn und hinten die Herzhöhle durch je ein Ostium in die primäre Leibeshöhle durchbricht. Der von mir beobachtete Bildungsmodus zeigt dagegen die Herzhöhle zu keiner Zeit allseitig geschlossen, sondern gleich von allem Anfang an mit der Leibeshöhle im Zusammenhang: die Ostien sind keine späten Neubildungen, sondern lediglich aus dem medianen Spaltraum hervorgegangen, der bei der Umwandlung des primären Herzbläschens in den doppelwandigen Schlauch nothwendigerweise auftreten musste.

Nach alledem kann ich es auch für nicht gerechtfertigt halten, wenn Lang die von mir und anderen festgestellte Art und Weise der Herzbildung auf einen Beobachtungsfehler zurückführen will und sagt: „Ich vermuthe, dass diese Befunde so zu deuten sind, dass die aus zwei Lamellen bestehende Scheidewand zwischen zwei anfänglich getrennten Cölombläschen sehr rasch verschwindet, mit Ausnahme der darmwärts gerichteten Theile, die durch Auseinanderweichen — die vermeintliche Einstülpung — den Herztrog bilden." Würde sich eine solche Scheidewand überhaupt bilden, so müsste sie auch nachweisbar sein, und jedenfalls beweisen die sehr sorgfältigen Abbildungen, die manche Autoren von dem von mir bei *Clavelina* festgestellten Entwickelungsgang auch für andere Ascidien gegeben haben, dass die Annahme eines Irrthums nicht gerechtfertigt ist. Näher möchte es vielleicht im Gegentheil liegen, die paarigen Herzbläschen aus einem Beobachtungsfehler zu erklären. Doch bin ich entfernt davon, diese Erklärung der Controverse zu geben, und mehr geneigt, anzunehmen, dass so weitgehende Verschiedenheiten in der ontogenetischen Entwickelung thatsächlich vorkommen können.

Lang nennt die beiden embryonalen, paarig auftretenden Bläschen, die sich zum primären Herzbläschen vereinigen sollen, „pericardiale Cölomblasen" und deutet damit die Hohlräume, die sie umschliessen, als Theile der enterocölen Leibeshöhle. Die gleiche Deutung müsste dann auch auf die Pericardialhöhle zutreffen, und diese wäre demnach als Cölom aufzufassen. Van Beneden und Julin (1886) betrachteten dagegen sowohl die Pericardial-, als Epicardialhöhle, obwohl sie deren Zusammenhang mit dem Kiemendarm erkannt hatten, als eine den Tunicaten allein eigenthümliche Bildung, die bei anderen Stämmen kein

Homologon besässe: „Nous ne connaissons ni chez l'Amphioxus, ni chez les Vertébrés, aucun organe homologue ni à l'une, ni à l'autre de ces formations.“ Daraus ergiebt sich, dass die Verfasser jeden Vergleich der Pericardialhöhle mit einem Enterocöl zurückweisen. Für sie lag freilich eigentlich gar kein Bedürfniss vor, nach einem Homologon des Cöloms in der entwickelten Ascidie zu suchen, da sie das wahre Enterocöl bereits auf ganz jungen Embryonalstadien in Form von paarigen Entodermdivertikeln gefunden zu haben meinten und den Nachweis führen konnten, dass diese Divertikel in Mesenchym sich auflösen und die Höhlungen verloren gehen, resp. in der primären Leibeshöhle wieder aufgehen. Zwar erwiesen sich, wie oben (p. 745fg.) berichtet wurde, diese Angaben der belgischen Autoren als unzutreffend, immerhin aber wird man die Bildung des Cöloms und Mesoblasts, insofern es sich um das früheste Auftreten handelt, bei jüngeren Embryonalstadien suchen müssen, und nicht erst bei freischwimmenden oder gar festsitzenden Larven, wie es für die Pericardbildung bei vielen Monascidien (*Ciona*, *Styelopsis*) beobachtet wurde. Wenn das primäre Herzbläschen und Epicard auftreten, sind die drei Keimblätter bereits vollständig gesondert. Wer allerdings, wie Van Beneden und Julin, daran denkt, die auf noch viel späteren Entwickelungsstadien auftretenden Hohlräume in den Geschlechtsorganen der Ascidien als Cölomräume zu deuten, verführe meines Erachtens besser und consequenter, zunächst in den Pericardial- und Epicardialhöhlen Homologa einer enterocölen Leibeshöhle erweisen zu wollen.

f. *Die Niere.*

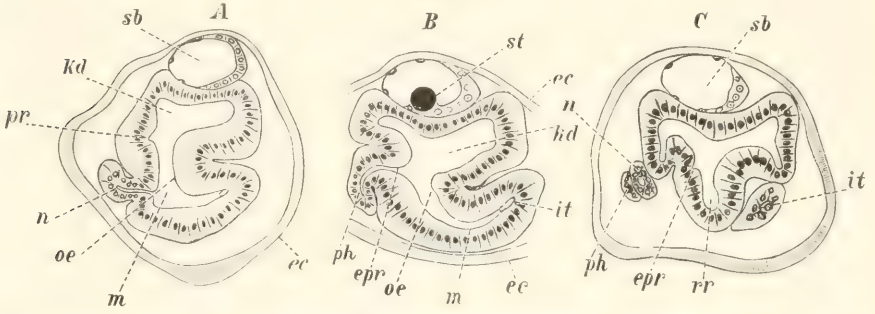
Die vergleichend anatomische und histologische Betrachtung des ausgebildeten Excretionsorgans (p. 603fg.) hat uns eine continuirliche Reihe verschiedener Ausbildungsstufen kennen gelehrt, die mit sehr einfachen Stadien beginnt und mit dem complicirten Molgulidenorgan abschliesst. Daraus hätte sich als sehr wahrscheinlich der Schluss ergeben, dass auch die Embryonalentwickelung des Nierenorgans bei allen Ascidien nach einem gemeinsamen Typus verlaufen müsse und dass die Unterschiede im Wesentlichen sich darauf beschränken, dass die Entwickelung entweder auf einer niederen Stufe stehen bleibt, oder ein vollkommeneres Stadium erreicht. Prüft man aber daraufhin die bisher vorliegende Litteratur, so findet man diese Erwartung nicht verwirklicht. Vielmehr werden zwei ganz verschiedene Entwickelungstypen beschrieben.

1) Da, wo lediglich einzelne mesodermale Excretionszellen oder Zellgruppen die Niere bilden, kann von einer eigentlichen Entwickelung eines Organs nicht die Rede sein. Es beschränken sich die Veränderungen auf bestimmte histologische Einzelheiten, die in und an den einzelnen Zellen in gleicher Weise auftreten.

Die zahlreichen grösseren oder kleineren Nierenbläschen der *Ascidia*, *Ascidiella*, *Phallusia*, *Cynthia* entstehen durch Zusammentreten von Mesen-

chymzellen zu meist sehr kleinen Gruppen, die sehr bald eine centrale Höhlung erhalten, während die peripheren Zellen einschichtig sich anordnen und in bestimmter Weise differenziren. Zunächst enthält das Bläschenlumen nur eine helle Flüssigkeit: später erst treten in dieser Harnconcremente auf. Die Bildung der ersten Bläschen beginnt in der Regel sehr bald nach der Festsetzung der Larve, und es scheint mir, dass, wenigstens da, wo die Bläschenzahl eine sehr grosse ist, zeitlebens eine Neubildung aus noch indifferenten Bindegewebszellen erfolgen kann. Ob nicht auch Theilungen bereits gebildeter Nierenbläschen gelegentlich eintreten, habe ich nicht sicher entscheiden können. Die neuen Nierenbläschen entstehen vorwiegend weiter vorn, vor den alten.

Fig. 190.



Querschnitte durch Embryonen der *Lithonephria cuggranda*, zur Demonstration der Entstehung des Nierensackes und des primären Herzbläschens. (Nach Julin). $^{230}/_{1}$.
A = Jüngerer Embryo; *B* = Aelteres Stadium; *C* = Zum Ausschwärmen bereite Larve. *ec* = Ektodermales Hautepithel; *epr* = Angeblich rechtes Epicard; *it* = Intestinum; *kd* = Kiemendarm; *m* = Magen; *n* = Nierensack; *oe* = Oesophagus; *ph* = Primäres Herzbläschen; *pr* = Angeblich rechtes Procard, das sich in das primäre Herzbläschen und Epicard theilen soll; *rr* = Retropharyngealrinne; *sb* = Sinnesblase; *st* = Statolith.

Schon Krohn (1852) hat bei der festgesetzten Larve der *Phallusia mammillata* das Auftreten der winzigen Nierenbläschen beobachtet, vermochte aber den Ursprung und die Herkunft der Wandzellen nicht festzustellen. Eine befriedigendere Darstellung haben erst Van Beneden und Julin (1885) gegeben.

2) Ueber die Bildung des grossen Nierensackes der Molguliden liegen neuere Beobachtungen von Julin (1899) an *Lithonephria cuggranda* vor. Zwar hat schon Kupffer (1872) den Nierensack der *Molgula macrosiphonica* bei jungen, noch im Follikel ruhenden Thierchen als ein kleines, dünnwandiges Bläschen bemerkt; über die Herkunft der Zellen aber giebt er keine bestimmte Auskunft, wenngleich es ihm sehr wahrscheinlich ist, dass sie mesodermal entstehen. Bei *Lithonephria* bemerkt man das Organ ziemlich früh in Embryonen, deren Intestinalschleife als kurzer Bogen bereits angelegt, aber in die einzelnen Abschnitte noch ganz unvollkommen gesondert ist. Etwa dort, wo später der Oesophagus in den Magen übergeht, bildet sich auf der rechten Seite die Niere als eine kleine, sack-

artige Ausstülpung des Entodermepithels. Weiter vorn, rechts im Kiemendarm liegt eine andere winzige Ausbuchtung, die Julin als rechtes Procard auffasst (Textfig. 190 *A*). Auf einem späteren Stadium hat sich der Nierensack vom Darm abgeschnürt und beträchtlich vergrössert. An seiner Aussenwand liegt, dicht angeschmiegt, das primäre Herzbläschen, das sich inzwischen vom rechten Procard aus gebildet hat und ein abgeschlossenes Zellbläschen darstellt (Textfig. 190 *C*).

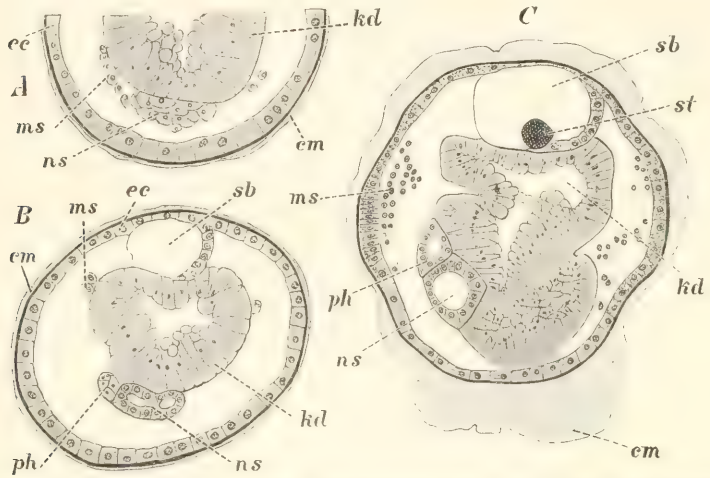
Das Auffallende in dieser Darstellung ist der entodermale Ursprung des Nierensackes. Während die Excretionsorgane in den anderen Ascidienfamilien aus Mesenchymzellen hervorgehen, die sich, wenn Nierenbläschen gebildet werden sollen, nachträglich epithelial anordnen können, entsteht die Molgulidenniere von allem Anfang an als ein einschichtiges Epithel, und zwar vom Verdauungstractus aus. Diese Beobachtung hat Julin veranlasst, das Excretionsorgan der Molguliden dem Leberblindsack des *Amphioxus* zu homologisiren. Selbst unter der Voraussetzung der Richtigkeit der Julin'schen Darstellung vermag ich aber nur eine sehr oberflächliche Uebereinstimmung und Aehnlichkeit zwischen diesen beiden Organen zu erblicken. Die Aehnlichkeit erstreckt sich lediglich darauf, dass der Nierensack so ungefähr in einer ähnlichen Darmregion des Ascidienembryos durch Ausstülpung entsteht, in der beim *Amphioxus* dauernd die Leber sich öffnet, während alle späteren Entwickelungsvorgänge sich unterscheiden und zu einer verschiedenen definitiven Lagerung und zu einer völlig anderen Functionsweise der Organe führen.

Neuerdings hat auch Damas (1902) die Entwickelung des Nierensackes der Molguliden untersucht. Wenn er auch *Molgula echinosiphonica* Lac.-Duth. in erster Linie berücksichtigt, so erwähnt er doch ausdrücklich, dass der Entwickelungsvorgang bei *Anurella Bleizi* und *Lithonephria cuyranda* der nämliche sei, dass er aber in einer völlig anderen Weise verlaufe, als Julin ihn geschildert hat. Ebensowenig wie am Kiemendarm Procardausstülpungen auftreten, die sich in Epicard und primäres Herzbläschen sondern (vgl. p. 818 fg.), bildet sich zwischen Oesophagus und Magen eine entodermale Ausstülpung, die zum Nierensack sich umgestaltet (vgl. Textfig. 190, p. 926). Vielmehr entsteht der Nierensack in der folgenden Weise:

Auf vorgerückteren Embryonalstadien erscheint median am ventralen Hinterende des Kiemendarms ein solider, aus lauter gleichartigen Elementen sich zusammensetzender Zellhaufen. Obwohl der Kiemendarmwand dicht benachbart, ist er doch von ihr scharf abgesetzt; aber die Zellen sollen den Entodermzellen durchaus gleichen und vom Mesoderm sich leicht und sicher unterscheiden lassen. In der Abbildung (Textfigur 191 *A*) tritt diese Aehnlichkeit mit dem Entoderm weniger scharf hervor, doch lässt sich andererseits nicht die Wahrscheinlichkeit des entodermalen Ursprungs der fraglichen Zellgruppe bestreiten. Bald treten, wie es scheint durch Auseinanderweichen der Zellen, im soliden Gebilde zwei dicht benachbarte, aber scharf voneinander getrennte Höhlungen auf,

die eine rechts, die andere links, und neben der rechten Höhlung, nach rechts aussen und ein wenig dorsal zu, erscheint ein neuer solider Zellhaufen, der wahrscheinlich von Mesodermzellen gebildet wird (Textfigur 191 *B*). Das zuerst entstandene, zwei Höhlungen umschliessende Organ besitzt eine einschichtige Epithelwand und stellt die Anlage der Niere dar; aus dem benachbarten mesodermalen Zellhaufen soll sich das primäre Herzbläschen in der oben (p. 821) geschilderten Weise entwickeln. Erst in älteren Embryonen, nachdem sich die Nierenanlage weit nach rechts hin verschoben hat, vereinigen sich die beiden Lumina zu einem gemeinsamen Hohlraum, und damit ist das definitive Nierenbläschen ent-

Fig. 191.



Querschnitte durch drei verschiedene Embryonalstadien der *Molgula echinosiphonica*. (Nach Damas). Circa $^{230}/_{1}$. In *A* ist nur der ventrale Theil des Schnittes gezeichnet worden.

cm = Aeusserer Cellulosemantel; *ec* = Ektodermepithel; *kd* = Kiemendarm; *ms* = Mesenchymzellen; *ns* = Nierensack; *ph* = Primäres Herzbläschen; *sb* = Sinnesblase; *st* = Statolith.

standen, das weiterhin nur an Grösse zuzunehmen und sich in besonderer Weise histologisch zu differenziren hat (Textfig. 191 *C*). Herz und Niere entstehen also von allem Anfang an in dichter Nachbarschaft und zeigen sofort die gleichen Lagebeziehungen zueinander, die sie im entwickelten Thier auszeichnen. Beide verschieben sich in der gleichen Weise aus der medianen Lage zu einer vollkommen unsymmetrischen rechtsseitigen.

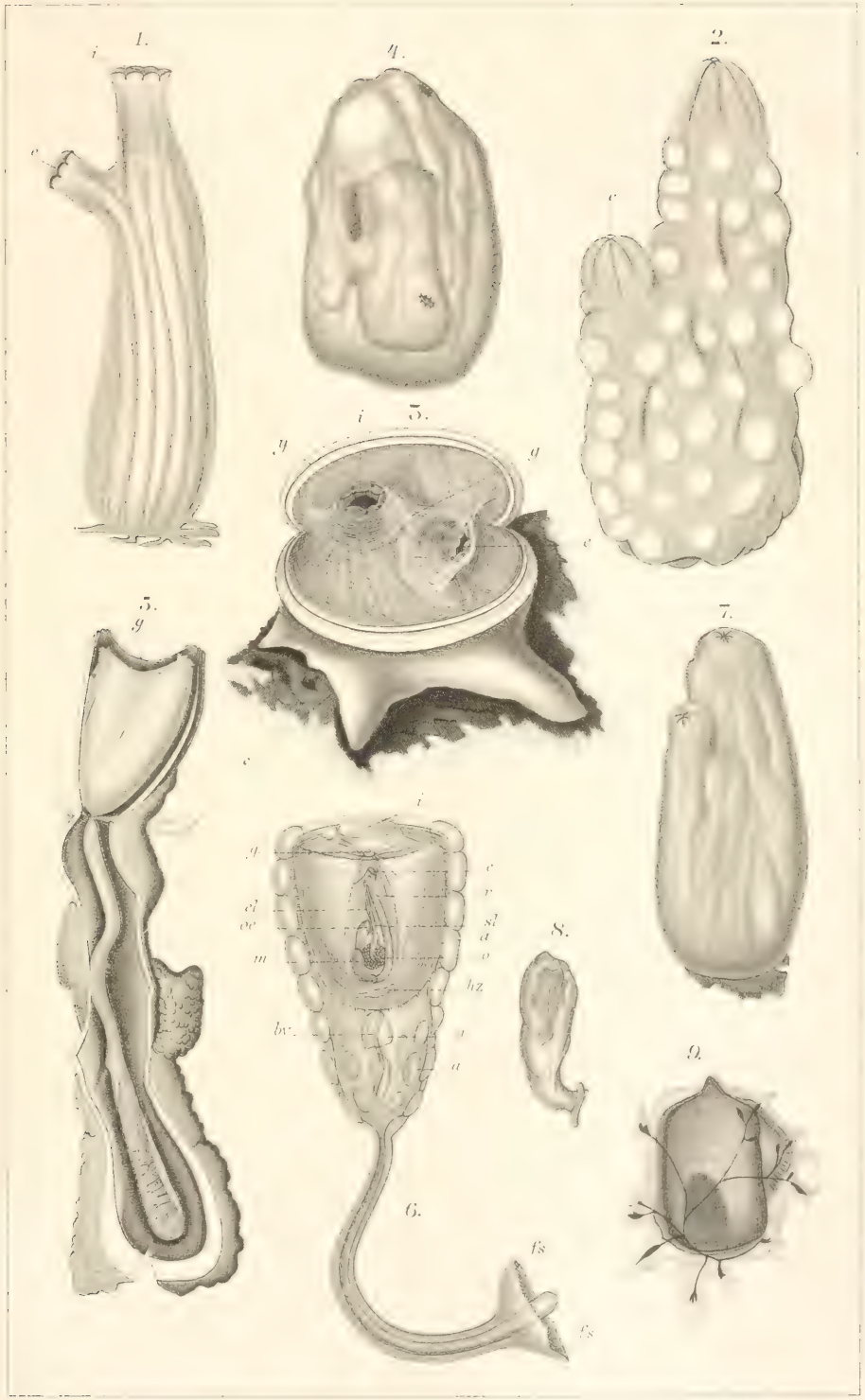
Ueberblickt man die von Damas gegebenen Abbildungen, so fällt am meisten auf, dass die beiden zuerst in der Medianebene erscheinenden Lumina der Nierenanlage nicht identisch sein sollen mit den beiden späteren Hohlräumen des Nierensacks und des primären Herzbläschens (vgl. Textfig. 191 *B* mit *C*). Das „Renopericardialorgan" der Molguliden soll sich vielmehr aus zwei ganz verschiedenen Theilen zusammensetzen: dem entodermalen Nierensack und dem mesodermalen Herzbläschen.

Erklärung von Tafel XXXIII.

Ascidien.

Fig.

1. *Ciona intestinalis* Linn., von rechts gesehen. Circa $^2/_3$.
2. *Phallusia mammillata* Cuv., von rechts gesehen. Circa $^2/_3$.
3. *Rhodosoma callense* Lac.-Duth., mit geöffneten Schalenklappen. (Nach Lacaze-Duthiers.) Circa $^7/_1$. *y* = Verdickter Rand der vorderen Schalenklappe.
4. *Abyssascidia Wyvillii* Herd., von der Rückenseite gesehen. (Nach Herdman.) $^2/_3$.
5. *Rhopalaea neapolitana* Philippi, nach theilweiser Entfernung des äusseren Cellulosemantels. Dem Thier sitzt eine *Cynthia* auf. (Nach Philippi.) Circa $^2/_3$.
6. *Hypobythius calycodes* Moseley, ventral gesehen. (Nach Moseley.) $^1/_4$. *a* = Verdickungen des Cellulosemantels; *bv* = Blutgefäss für den Stiel; *fs* = Fussscheibe des Stiels.
7. Junges Thier einer *Ascidia Challengeri* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
8. *Ciona Flemingi* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
9. *Ascidiella minuta* Kiaer. (Nach Kiaer.) Circa $^4/_1$.

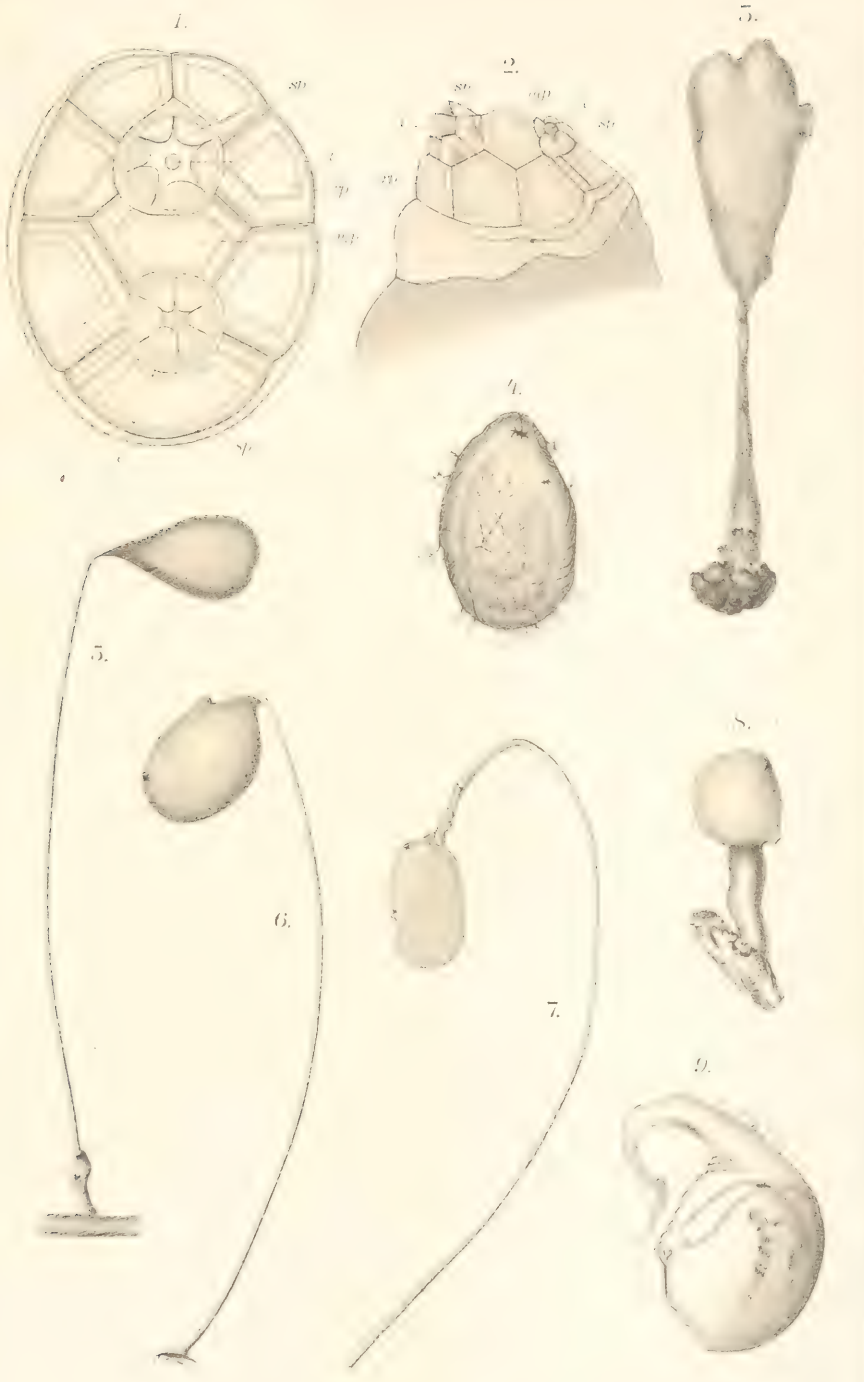

1.
i
e
4.
2.
e
3.
i
g
g
e
5.
g
7.
i
g
e
r
cl
oe
sl
a
m
o
hz
bv.
a
8.
9.
6.
fs
fs

Erklärung von Tafel XXXIV.

Ascidien.

Fig.

1. *Chelyosoma Macleayanum* Brod. u. Sow., von der Seite der Körperöffnungen aus gesehen. (Nach N. Wagner.) Schwach vergrössert. *mp* = Mittelplatte; *rp* = die sieben Randplatten; *sp* = die sechs Siphonalplatten an jedem Sipho.
2. *Chelyosoma Macleayanum*, einem Steine aufsitzend, in seitlicher Ansicht. (Nach N. Wagner.) $^1/_1$. Bezeichnung wie in Fig. 1.
3. *Corynascidia Suhmi* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_2$.
4. *Corella japonica* Herd., von links gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
5. *Culeolus Moseleyi* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
6. *Culeolus perlucidus* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
7. *Boltenia elegans* Herd. (= *B. ovifera* Lin.), von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_3$.
8. *Fungulus cinereus* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
9. *Cystingia Griffithsi* Mac-Leay, von rechts gesehen. (Nach Mac-Leay.) $^2/_1$.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.

Das Auftreten von paarigen Hohlräumen in der Nierenanlage und das erst viel später erfolgende Zusammenfliessen zu einer grossen, einheitlichen Nierenhöhle, das allerdings auf den ersten Blick sehr seltsam erscheinen muss, veranlasst Damas zu folgenden Schlüssen über die morphologische Bedeutung des Nierensacks, die mir allerdings nichts weniger als zwingend zu sein scheinen. Das Epicard der Ascidien entsteht an der Stelle, wo auch die Molgulidenniere sich bildet. Bei vielen Formen (*Ciona*) treten zwei paarige Aussackungen des Kiemendarms auf, die zeitlebens getrennt bleiben und durch je einen besonderen Porus mit der Kiemendarmhöhle communiciren können. In anderen Fällen vereinigen sich die beiden Epicardialtuben auf weiteren oder engeren Strecken zu einem Epicardialsack. Dieser steht häufig noch durch zwei Oeffnungen mit dem Kiemendarm im Zusammenhang. Es können sich aber auch die Oeffnungen schliessen, und der Epicardialsack, der allerdings dann immer median liegen bleibt und seinen paarigen Ursprung an der einen oder anderen Stelle in der Regel noch verräth, wird dadurch ein selbstständigeres Organ. Nur gewisse Beziehungen zum Herzen erhalten sich, denn die Herzhöhle wird mehr oder minder unvollständig durch die Epicardialwand verschlossen. Der Nierensack der Molguliden zeigt das Endglied der ganzen Entwickelungsreihe des Epicards. Seine Lagebeziehung zum Herzen ist die gleiche wie die des Epicards bei anderen Ascidien, denn er verschliesst die Herzhöhle, die bei Molguliden gewöhnlich nur durch eine flache, muldenförmige Vertiefung der Herzwand gebildet wird. Die ursprünglich paarige Entstehung des Epicards verräth sich im Nierensack dadurch, dass auf frühen Stadien zwei getrennte Lumina in symmetrischer Anordnung auftreten. Der Zusammenhang der Nierenanlage mit dem Kiemendarm ist niemals mehr so innig wie bei der typischen Epicardbildung; die Ablösung und Sonderung vom Entoderm ist so weit vorgeschritten, dass auch auf frühesten Stadien die Höhlungen beider Organe keine Verbindung mehr aufweisen. Der Nierensack giebt seine mediane Lage auf, und indem er nach rechts hin rückt, wird er zu einem unpaaren und so einheitlich geformten Organ, dass im ausgebildeten Thier die ursprünglich paarige Zusammensetzung in nichts mehr sich verräth. Damas hält demnach den Nierensack der Molguliden für homolog dem Epicard der übrigen Ascidien. —

Wollte ich nach bekannten Mustern verfahren, so wäre es aber immerhin noch durchführbar, die beiden so fundamental verschiedenen Entstehungsarten der Excretionsorgane bei Molguliden und den übrigen Ascidien aufeinander zurückzubeziehen. Man könnte annehmen, dass die Mesenchymzellen, die bei den niederen Typen zu Excretionszellen werden und die Nieren bilden, bei den Molguliden im Entodermverband, aus dem sie bei den anderen Ascidien auf den frühesten Embryonalstadien sich lösten, liegen bleiben, um erst viel später alle zusammen als entodermale Ausbuchtung des Darms hervorzutreten. Und ebenso liesse sich füglich auch der umgekehrte Entwickelungsgang begreifen, dass die ursprünglich

als Darmausstülpung gebildete Nierenanlage der *Molgula* sich allmählich in frühzeitig aus dem Entoderm vereinzelt austretende Mesenchymzellen verwandelt hätte, die später erst wieder zu Nierenzellen werden.

g. Die Geschlechtsorgane.

Am spätesten von allen Organen der Ascidie bilden sich die Geschlechtsorgane, und überdies ist ihr Auftreten und vor allem der Eintritt ihrer Reifung häufig an eine ganz bestimmte Jahreszeit gebunden. Daher begegnet man gar nicht so selten scheinbar vollständig entwickelten Thieren, die keine Geschlechtsorgane erkennen lassen (p. 627), weil die Differenzirung der Mesodermzellen zu deutlich hervortretenden Propagationszellen noch nicht eingetreten ist. Es giebt aber auch Individuen, die thatsächlich niemals den Genitalapparat zur Ausbildung bringen. Ganin (1870) war der Ansicht, dass bei Synascidien die ersten aus dem befruchteten Ei entstandenen, den Stock gründenden Thiere (Oozooide) niemals Geschlechtsorgane zur Entwickelung bringen, sondern ausschliesslich ungeschlechtlich durch Knospung sich vermehren. Das hat sich als ein Irrthum erwiesen, denn ich fand bei *Clavelina lepadiformis* ältere Solitärthiere (Oozooide), die noch keine Knospen entwickelt hatten, mit der deutlichen Anlage eines Zwitterapparates versehen, und ebenso sah Michaelsen mehrere noch solitäre Oozooide seiner *Allococarpa Emilionis*, einer stockbildenden Polystyelide, mit wohl ausgebildeten Geschlechtsorganen und geschwänzten Larven in den Bruträumen versehen. Van Beneden und Julin (1886) sind daher im Irrthum, wenn sie das Oozooid der *Clavelina* als „individu agame" bezeichnen und angeben, dass bei allen knospenbildenden Ascidien die aus den Eiern stammenden Individuen völlig steril bleiben. Wenn die geschlechtliche Natur der Oozooide der stockbildenden Ascidien nur verhältnissmässig selten festgestellt werden konnte, so liegt das vielleicht nur daran, dass die Genitalorgane fast immer erst in alten Oozooiden deutlicher hervortreten und solche Thiere bisher überhaupt nur in sehr spärlicher Anzahl beobachtet wurden.

Es giebt aber auch Ascidien, deren Oozooide in der That niemals reife Geschlechtsorgane produciren, und zwar deshalb nicht, weil der frühzeitig eintretenden Knospung sehr bald eine Rückbildung des ersten Individuums folgt, und dieses daher nicht so lange lebt, um die Geschlechtsreife zu erlangen. Solche Erscheinungen sind z. B. bei den Botrylliden beobachtet worden, und gelegentlich trifft es sich bei diesen, dass nicht nur das Oozooid, sondern auch die erste und selbst noch folgende Knospengenerationen ungeschlechtlich bleiben, weil sie sich vor Eintritt der Geschlechtsreife völlig rückbilden.

Sieht man von diesen Fällen, in denen die Oozooide von Synascidien nicht geschlechtsreif werden können, ab, so lässt sich wohl behaupten,

dass normaler Weise alle Individuen, wenn sie ein bestimmtes Alter erreicht haben, die Geschlechtsorgane zur Entwickelung bringen. Dass dieses Alter auch bei den verschiedenen Individuen einer Art durchaus nicht immer das gleiche ist, habe ich oben (p. 627) schon angedeutet. Namentlich bei vielen Synascidien (Botryllidae) treten die Unterschiede im Alter der geschlechtsreif werdenden Thiere sehr bemerkbar hervor. Untersucht man kleine Stöcke, zumal vor Eintritt der Jahreszeit, in die der Höhepunkt des Geschlechtslebens fällt, so findet man selbst in den grössten und ältesten Thieren die Genitalorgane zumeist noch recht unentwickelt. Prüft man alte grosse Colonien zur Zeit der Geschlechtsreife, so zeigen selbst junge Knospen oft grössere und besser ausgebildete Eizellen, als alte Thiere in jungen Stöcken sie besitzen.

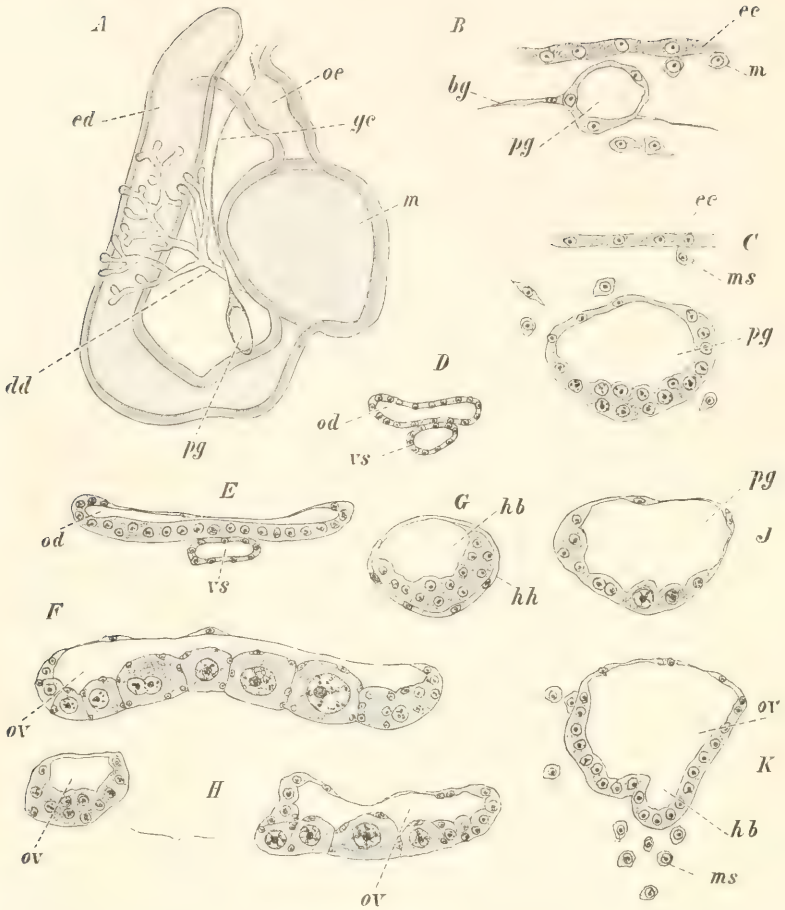
Auch bei den verschiedenen Individuen einer Monascidienart kann die Geschlechtsreife zum ersten Male in verschiedenen Lebensaltern eintreten. Allerdings hängt das mit gewissen äusseren Umständen zusammen, die zum Theil auch eine verschiedene Dauer des Lebens bedingen. Im Triester Hafen brauchen die *Ciona* und auch die meisten andern Monascidien ungefähr ein Jahr, um geschlechtsreif zu werden. Dann sterben die Thiere fast alle ab, und wenn das eine oder andere (*Phallusia*) eine längere Lebensdauer besitzt, währt es abermals ein Jahr, bis die folgende Geschlechtsreife wieder eintritt. In den Aquarien der Neapeler Zoologischen Station sollen in einem Jahr drei Generationen einander folgen können, und die Geschlechtsreife tritt schon in etwa vier bis fünf Monate alten Thieren ein (Weismann, Ueber die Dauer des Lebens. 1882. p. 81).

Nachdem die Bildung der Geschlechtszellen bereits an einer früheren Stelle (p. 693fg.) behandelt wurde, werde ich mich in diesem Abschnitt darauf zu beschränken haben, die früher auftretenden Vorgänge zu schildern, die sich bei der ersten Entwickelung der Geschlechtsorgane abspielen, in denen die specielle Differenzirung der Sexualzellen sich später erst zu vollziehen hat. Insoweit ich mich bei dieser Darstellung auf stockbildende Ascidien werde beziehen müssen, werde ich mich nicht darauf beschränken, nur die Entstehung der Geschlechtsorgane in Oozooiden zu beschreiben, sondern ich werde in gleicher Weise die Vorgänge in den Knospenthieren berücksichtigen, da in diesen die Geschlechtsbildung in genau der gleichen Weise vor sich geht und bei vielen Synascidien bisher überhaupt nur allein am Blastozooid untersucht worden ist.

Wo die Geschlechtsorgane die primitivste Form der Ausbildung zeigen (p. 628fg. u. 656fg.), beschränken sich die Entwickelungsvorgänge im Wesentlichen auf histologische Umbildungen der zu Gruppen zusammengetretenen Zellen. Nur die Entstehung der Organe soll hier erörtert werden, die besondere Leitungswege besitzen, und deren geschlechtlich differenzirte Zellen Epithelien bilden oder aus solchen stammen.

I. Die Bildung des primären Geschlechtsbläschens. Kowalevsky (1874), der zuerst etwas eingehendere Angaben über die

Fig. 192.



Bildung des Geschlechtsapparates von *Clavelina lepadiformis*. Alle Abbildungen, ausgenommen die beiden letzten (*J*, *K*), beziehen sich auf Knospenthiere.

A = Die Region der Darmschleife einer älteren Knospe in Dorsalansicht. $^{85}/_{1}$. *B* = Schnitt durch die primäre Geschlechtsblase eines jungen Stadiums. $^{550}/_{1}$. *C* = Schnitt durch die Mitte der Blase eines älteren Stadiums. $^{550}/_{1}$. *D* = Schnitt durch die Ausführungsgänge eines jungen Zwitterorgans. $^{550}/_{1}$. *E* = Der 15. Schnitt weiter nach hinten zu. $^{550}/_{1}$. *F* = Schnitt durch das Ovarialbläschen desselben Thieres. $^{396}/_{1}$. *G* = Aus einem benachbarten Schnitt das Vorderende der Hodenanlage. $^{550}/_{1}$. *H* = Schnitt durch die beiden hinteren Gabelenden des Ovariums desselben Thieres. $^{396}/_{1}$. *J* u. *K* = Zwei Schnitte durch die primäre Geschlechtsblase eines 5 mm langen Oozooids. $^{550}/_{1}$.

bg = Bindegewebszellen; *dd* = Darmumspinnende Drüse; *ec* Ektoderm; *ed* = Enddarm; *gc* = Canal des Primärbläschens; *hb* = Hodenbläschen; *hh* = Hodenhülle; *m* = Magen; *ms* = Mesenchymzellen; *od* = Oviduct; *oe* = Oesophagus; *ov* = Ovarialbläschen; *pg* = Primäres Geschlechtsbläschen; *vs* = Vas deferens.

Entstehung der Geschlechtsorgane in den Knospen der *Perophora* gemacht hat, leitet sowohl den Hoden als das Ovarium von je einem kleinen soliden Zellhaufen ab. Zuerst zeigt sich eine Zellgruppe dicht neben dem Magen

als Anlage des Hodens; woher aber die Zellen stammen, ist nicht ermittelt worden. Der Zellhaufen verwandelt sich in ein Bläschen, in dessen Inneren zwei oder drei freie Zellen auftreten: dann verlängert sich das eine Bläschenende zu einem sehr feinen, langen Strang, der sich bis zur Cloake fortsetzt und weiterhin das Vas deferens bildet. Neben der Hodenanlage entsteht später ein zweiter Zellhaufen, über dessen Ursprung ebenfalls jede Angabe fehlt. Die Zellgruppe wird, so wie die andere, zu einer lang gestielten Blase und entwickelt sich weiterhin zum Ovarium und zum Eileiter.

Dass das langgestielte Bläschen, das verhältnissmässig spät in *Clavelina*-Knospen auftritt (Textfig. 192 A) und den Geschlechtsapparat bildet, aus Mesenchymzellen entsteht, hat zuerst Seeliger (1882) nachgewiesen. Ich war aber der Ansicht, dass die freien Mesodermzellen nach und nach in sehr grosser Zahl sich zur Bildung des Geschlechtsorgans zusammenfinden, während in Wirklichkeit die Zahl der ursprünglich das Bläschen zusammensetzenden Zellen sehr gering ist und die weitere Grössenzunahme der Anlage zum grössten Theil durch Theilungen der wenigen ersten, das noch winzige Bläschen bildenden Elemente erfolgt. Es ist aber durchaus nicht ganz ausgeschlossen, dass benachbarte Mesenchymzellen während der ersten Zeit immer noch in die Anlage neu eintreten. Das geht aus den Abbildungen hervor, die Lefevre (1898) für *Perophora viridis* veröffentlicht hat, und im Besonderen der lange Stieltheil scheint dadurch gebildet zu werden, dass zum Theil weit voneinander entfernte, vereinzelte Mesenchymzellen zu einem Strang sich aneinander reihen. Ist das zutreffend, so erscheint es allerdings immer weniger wahrscheinlich, dass der Zwitterapparat aus wenigen oder am Ende gar nur aus einer einzigen, besonders prädisponirten Urgeschlechtszelle hervorgehen möchte, sondern es scheint die Lage der ursprünglich ganz gleichartigen Zellen zu entscheiden, welche von den Elementen in die Bildung des Geschlechtsorgans einbezogen werden sollen. Dass in letzter Instanz das gesammte Mesenchym aus nur wenigen Stammzellen hervorgeht, hat sich in den vorhergehenden Abschnitten ergeben, aber solche specifischen Unterschiede zwischen diesen Zellen, die eine Zurückführung der Geschlechtsanlage bis auf dieses Stadium gestatten möchten, sind bisher nicht beobachtet worden.

Bei den späteren Theilungen der Mesodermzellen beobachtet man freilich Verschiedenheiten der Kernspindeln, die sich mir lediglich aus einer wechselnden Menge des Chromatins zu erklären scheinen. Ich habe neuerdings diese Besonderheiten der Mesenchymzellen nicht mehr genauer prüfen können, glaubte aber früher, mich davon überzeugt zu haben, dass die zur Zwitterorganbildung zusammentretenden Zellen aus Theilungen resultiren, die durch besonders deutliche, chromatinreiche Spindeln gekennzeichnet sind. Zweifellos aber ist es, dass nicht alle Mesenchymzellen, die verhältnissmässig scharf hervortretende Spindeln besitzen, sondern nur ein kleiner Theil dieser Elemente zum primären Geschlechts-

bläschen sich vereinigen können. Denn auch später noch, nachdem das Bläschen sich gebildet hat, findet man in weiter Entfernung von diesem die gleichen Zellen. Im Widerspruch scheint freilich zu stehen, dass mehrere Beobachter (Damas und Selys) gerade in dem sich so rasch vergrössernden primären Bläschen keine Kernspindeln und Theilungsfiguren zu entdecken vermochten, weil die Kerne auffallend chromatinarm seien. Jedenfalls sind die hier berührten Fragen einer erneuten, eingehenden Prüfung werth, und es müsste sich dann entscheiden, ob die Geschlechtsorgane aus besonderen Mesenchymzellen hervorgehen, die von allem Anfang an dazu prädestinirt sind, oder aus solchen Elementen, die, wie ich schon früher (1882) angenommen hatte, erst durch die Lagebeziehungen, die sie zufällig erreicht haben, zur Bildung des Zwitterorgans befähigt erscheinen.

Ebensowenig wie ich hatten auch Van Beneden und Julin (1886) zu erkennen vermocht, dass es besonders prädisponirte Mesenchymzellen sind, die zur Bildung des Zwitterorgans zusammentreten. Sie fanden vielmehr, dass die wenigen ersten das Geschlechtsorgan bildenden Zellen mit den übrigen benachbarten bindegewebsartigen Elementen oder mit den Blutzellen vollkommen übereinstimmten. Bei *Perophora Listeri* gleichen die Zellen des Primärbläschens durchaus den Blutzellen: „Ces cellules sont identiques aux globules sanguins qui remplissent les espaces vasculaires voisins". Bei *Ascidiella scabroides* gleichen sie dagegen amöboiden oder sternförmigen Bindegewebszellen: „Les cellules de l'ébauche sexuelle sont identiques aux cellules mésoblastiques voisines; aucun caractère ne les différentie: elles sont pourvues les unes et les autres de prolongements protoplasmiques et ceci est vrai pour les cellules du cordon aussi bien que pour celles de l'organe terminal." Erst später verlieren sie ihren Bindegewebszellcharakter und ordnen sich zu einer epithelialen Bläschenwand an.

Auch manche der oben (p. 613fg.) mitgetheilten Thatsachen über die Zahl, Anordnung und Vertheilung der Geschlechtsorgane legen den Schluss nahe, dass ursprünglich überall in der primären Leibeshöhle embryonale, noch nicht in besonderer Weise differenzirte Mesenchymzellen sich finden müssten, denen die Fähigkeit zukommt, an der Bildung des Geschlechtsapparates sich betheiligen zu können. Als ein weiteres Beispiel, das erst ganz kürzlich durch Hartmeyer (1903) bekannt geworden ist, sei auf die von Gottschaldt (1894) als *Goodsiria borealis* beschriebene Synascidie hingewiesen, die nunmehr als besondere Gattung *Kükenthalia* angeführt wird. Hoden sind zwar bei dieser Art nicht beobachtet worden, auch fehlt ein scharf abgegrenztes Ovarium, wohl aber finden sich grössere und kleinere Eizellen überall im Mesenchym der Leibeswandungen, in den Blutbahnen nahe beim Darmtractus und in den jungen Knospen. Auch bei Botrylliden beobachtet man zur Zeit der vollsten Geschlechtsreife gelegentlich Eizellen überall in der Leibeshöhle; doch sollen bei diesen Ascidien eigenartige Vorgänge bei der Bildung der Geschlechts-

organe sich abspielen (siehe weiter unten p. 936 sowie den die palleale Knospung behandelnden Abschnitt des XV. Capitels).

Im Gegensatz zu allen anderen neueren Beobachtungen steht die Angabe von Lefevre (1897), dass in den Knospen der *Ecteinascidia* die Anlage der Geschlechtsorgane sich aus dem Entoderm entwickelt. An einer bestimmten Stelle, in der Nähe der Ursprungsstelle des Verdauungstractus, treten die Zellen des inneren Knospenblatts in lebhafte Wucherung ein und bilden einen kleinen, länglichen, nach links und hinten gerichteten Zellhaufen, der sich bald in das primäre Geschlechtsbläschen verwandelt. Es scheint, dass sich an der Bildung dieses Bläschens auch einzelne Mesenchymzellen betheiligen. Bei *Perophora* fand aber Lefevre später (1898) das Geschlechtsbläschen ausschliesslich aus ursprünglich freien Mesenchymzellen zusammengesetzt.

Die Entstehung des Hodens hatte ich seinerzeit bei *Clavelina* nicht untersucht und glaubte daher, dass das kleine, gestielte Bläschen, das ich beobachtet hatte, ganz in der Bildung des Ovariums aufgehe. Es ist das Verdienst von Van Beneden und Julin, zuerst nachgewiesen zu haben, dass das primäre Geschlechtsbläschen die Anlage des gesammten Zwitterapparates darstellt, und dass Hoden und Ovarium nicht aus zwei verschiedenen, räumlich getrennten Anlagen hervorgehen. Ein einziges Primärbläschen entsteht aber nur da, wo auch im ausgebildeten Thier nur ein unpaares Zwitterorgan vorhanden ist. Finden sich deren mehrere oder viele, so bildet sich jedes selbstständig und unabhängig von den andern. So entsteht zum Beispiel das linke Geschlechtsorgan der *Molgula ampulloides* aus einem winzigen Zellhaufen, der weit hinten, hinter dem dritten primären Protostigma, liegt (vgl. Textfig. 185*A*, p. 882), während die Anlage des rechten Zwitterapparats weiter vorn, ventral dicht neben dem ersten Primärstigma auftritt. Bei *Styela Montereyensis* liegen auf jeder Seite zwei Zwitterdrüsen, und die beiden Ovarien gleichen in Bezug auf die Lage und Beschaffenheit des Keimepithels dem einzigen der *Stylopsis*; jedes Zwitterorgan scheint sich aber an Ort und Stelle aus einer besonderen Anlage zu entwickeln (Bancroft). Für die zahlreichen Polycarps anderer Styelinen ist das zwar noch nicht direct erwiesen, aber doch im höchsten Masse wahrscheinlich.

Ich habe bereits an einem früheren Orte darauf hingewiesen, dass es nicht immer ganz leicht ist, im geschlechtsreifen Thier die Zahl der Gonaden festzustellen (p. 654fg.), und diese Schwierigkeit betrifft in besonderem Masse die Hoden (p. 676fg.). Kennte man überall die Entwickelung der Geschlechtsdrüsen, so würde in den meisten Fällen Klarheit zu erlangen sein, denn es müsste sich dann zeigen, ob die Gonaden im ausgebildeten Thier sämmtlich aus besonderen Embryonalanlagen hervorgehen, oder ob, wie ich oben für manche Hoden mit Recht angenommen habe, eine nachträgliche Auflösung einer ursprünglich einheitlichen Anlage in mehrere Partien stattgefunden hat. Dass mehrere ursprünglich gesonderte, bereits vielzellige Anlagen von Primärbläschen zur

Bildung eines Zwitterorgans zusammentreten, scheint nicht vorzukommen, abgesehen von manchen Botrylliden, bei denen die Geschlechtsorgane in sehr eigenartiger Weise entstehen sollen.

Untersucht man zur Zeit der vollsten Geschlechtsreife einen grösseren Botryllidenstock, so findet man schon in sehr jungen Knospen jederseits in der primären Leibeshöhle, zwischen der äusseren Peribranchialwand und dem Hautepithel, eine verhältnissmässig umfangreiche mesodermale Zellgruppe als die Anlage des gesammten Geschlechtsapparates. Jede Gruppe setzt sich aus zwei mehr oder minder scharf gesonderten Partien zusammen. In der einen Partie erkennt man unschwer eine geringe Anzahl ziemlich grosser Eizellen, die bereits ein Follikelepithel besitzen, und zwischen und neben diesen eine wechselnde Zahl kleinerer Eizellen, die einen continuirlichen Uebergang zu gewöhnlichen freien Mesodermzellen aufweisen. Die andere Partie stellt einen Haufen sehr kleiner, dicht gedrängter Zellen dar, deren Grenzen häufig nicht scharf zu erkennen sind, deren Kerne aber alle annähernd gleich gross und gleichartig erscheinen: sie bildet die Hodenanlage. Ueber die Herkunft aller dieser Zellen habe ich eingehendere Untersuchungen nicht angestellt und verweise daher hier auf die Ausführungen Pizon's (1892). Jedenfalls ist dieser Forscher gegenüber Della Valle darin im Recht, dass die Geschlechtsanlage nicht aus der äusseren Peribranchialwand hervorgeht, und damit ist der Auffassung, dass die Peribranchialhöhlen einer enterocölen Leibeshöhle und die Peribranchialwände den Peritonealblättern entsprechen, eine wichtige Stütze genommen. Zutreffend ist auch, dass jede Knospe vom Mutterthier her eine Anzahl freier Mesodermzellen übernimmt, und unter diesen sind bereits einige grössere Eizellen deutlich erkennbar. Diese allein kommen in der Tochterknospe zur Reife und Entwickelung und werden zu den oben erwähnten grössten Eizellen der hermaphroditischen Geschlechtsanlage. Das Schicksal der übrigen in die Knospe eingewanderten Mesodermzellen konnte nicht sicher ermittelt werden; sie werden vielleicht weiterhin zu Follikelzellen oder auch zu den kleinen Eizellen, die in der Ovarialanlage vorhanden sind. Die grössere Zahl der Zellen in der hermaphroditischen Anlage soll aber einen ganz andern Ursprung haben, und zwar einen ektodermalen. In der Medianebene dorsal bildet sich nach Pizon in der Knospenanlage eine Ektodermverdickung, die er „plaque mésodermique" nennt. Diese soll das vornehmste Organ der Knospe sein, aus dem die Mesodermzellen sich ablösen: aber nicht nur solche Zellen, die weiterhin Blut, Bindegewebe und Musculatur bilden, trennen sich ab, sondern auch solche, die am Aufbau des Zwitterorgans sich betheiligen. Aus diesen ausgewanderten Zellen soll sich ganz und gar die Hodenanlage zusammensetzen, und überdies bildet sich ein Theil von ihnen zu Follikelzellen und auch zu kleinen Eizellen um. Doch erreichen diese letzteren niemals in der Knospe, in der sie aus der „Mesodermplatte" ausgetreten sind, ihre Reife, sondern erst in einer folgenden Knospengeneration.

Wäre diese Darstellung zutreffend, so setzte sich die Zwitteranlage in jeder Knospe aus zwei ganz verschiedenen Theilen zusammen. Erstens aus einem vom Mutterthier stammenden Ovarium, und zweitens aus einer von der Knospe selbst producirten Zellgruppe, die einmal den Hoden der Knospe und sodann auch Eizellen bildet, die aber erst in der folgenden Knospengeneration reifen. Gegen die Richtigkeit der Beschreibung Pizon's spricht aber, dass weder Hjort (1893, 1896), noch auch ich selbst die Geschlechtszellen und Bindegewebe producirende „Mesodermplatte" gesehen haben. Daher halte ich es für wahrscheinlicher, dass der ganze Zwitterapparat in den Knospen, wie schon frühere Autoren erkannt haben, aus den Mesenchymzellen entsteht, die vom Mutterthier aus in die Tochterknospe eingewandert sind, und die häufig schon vor ihrem Uebertritt in das Tochterthier in der Leibeshöhle der Mutter zum Theil als Eizellen kenntlich waren.

Nicht immer erscheint das primäre Geschlechtsbläschen langgestielt, wie es bei *Perophora* oder *Clavelina* der Fall ist, sondern häufig tritt der Stiel nur kaum merklich oder auch gar nicht hervor, so dass die Anlage birn- oder selbst eiförmig wird. Auf diesen Unterschied hin hat man zwei Typen der Entwickelung der Geschlechtsorgane unterschieden; jedoch besteht ein scharfer Gegensatz nicht, sondern die langgestielten Bläschen der Socialen und die eiförmigen Bläschen vieler *Molgula* stellen nur die extremen Glieder einer langen, continuirlichen Reihe dar, in der alle Zwischenformen vorkommen. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass bereits die Form des Primärbläschens auf längere oder kürzere Ausführungsgänge der Zwitterdrüse hinweist. Wo, wie z. B. bei *Styelopsis*, *Molgula ampulloides* u. s. w., im ausgebildeten Thier nur ein äusserst kurzer Oviduct vorhanden ist, fehlt auch in der primären Geschlechtsblase ein besonderer Stielabschnitt, und umgekehrt treten die enorm verlängerten Canäle bei *Perophora*, *Phallusia*, *Ascidiella* u. s. w. schon ausserordentlich frühzeitig in Erscheinung.

Form, Lage und Bau des primären Geschlechtsbläschens können sich während der ersten Entwickelungszeit ausserordentlich rasch beträchtlich verändern, und überdies finden sich nicht unbedeutende individuelle Verschiedenheiten, die, wie mir schien, zum Theil wenigstens, mit der grösseren oder geringeren Menge Mesodermzellen zusammenhängen, die für die Bildung der Geschlechtsanlage disponibel ist*). So fand ich einmal bei spärlichem Mesenchym das Primärbläschen ganz nahe dem Hautepithel gelegen, als einen winzigen, dünnwandigen Schlauch, an dem sich einige Bindegewebszellen befestigten (Textfig. 192*B*). Auf einem etwas älteren Stadium ist die Dorsalwand bedeutend dünner als die ventrale, die verdickt und mehrschichtig sein kann. In dem in Textfig. 192*C*

*) Ueber die Ursache der wechselnden Mesenchymmenge in den Knospen der *Clavelina*, sowie anderer recht auffallenden individuellen Verschiedenheiten findet man nähere Angaben weiter unten im 1. Abschnitt des folgenden (XV.) Capitels.

abgebildeten Fall sind die Zellgrenzen zwar nicht gut sichtbar, aber die Kerne erscheinen fast vollkommen gleichartig, während andere gleichgrosse Primärbläschen bereits einzelne deutliche Keimbläschen erkennen lassen. In einem etwa 5 mm langen Oozooid sah ich die Bläschenwand fast überall einschichtig und dorsal sehr dünn. Die Gesammtzahl der Zellen war im Verhältniss zur Grösse der Anlage eine geringe. An einzelnen Stellen, und zwar medial sowohl wie seitlich, traten einige besonders grosse Zellen hervor, deren Kerne durchaus keimbläschenartig gestaltet waren. Im Hintertheil des Bläschens begann die Abschnürung der Hodenanlage (Textfig. 192 *I, K*).

II. Die Spaltung des primären Geschlechtsbläschens in Ovarium und Hoden. Wenn auch die Theilung des Primärbläschens in Hoden- und Ovarialanlage im Einzelnen nicht überall in genau der gleichen Weise verläuft, so scheint doch in den meisten Fällen die Spaltung hinten, an dem späteren Blindende der Drüsen, zu beginnen und allmählich nach vorn zu vorzuschreiten. Bei *Ascidiella scabroides* dürfte dagegen der Hoden weiter vorn in der Nähe der Ursprungsstelle des Stiels der Primärblase entspringen, und zwar gewöhnlich als eine sehr dickwandige, zunächst nur ein sehr kleines Lumen umschliessende Aussackung oder Wucherung. Bei der Untersuchung von Schnittserien findet man daher zumeist hinten Hoden- und Ovarialbläschen bereits ganz getrennt, während vorn noch das einheitliche Primärbläschen durchschnitten ist, dessen Wand gewöhnlich an der Stelle, die erst später sich abspalten und in die Hodenanlage einbezogen werden soll, beträchtlich verdickt ist. Der vordere Abschnitt der Hodenanlage erscheint häufig während und unmittelbar nach seiner Abtrennung vom Primärbläschen solid, zuweilen selbst dann, wenn der hintere Theil von allem Anfang an als ein einschichtiges Bläschen zur Sonderung gelangt war. Hoden und Ovarium bleiben oft sehr lange Zeit vorn miteinander verbunden; endlich aber löst sich stets der Zusammenhang, und das Vorderende der Hodenanlage wächst selbstständig zum Vas deferens aus.

Die Lagebeziehungen der beiden aus der Spaltung des Primärbläschens resultirenden Geschlechtsbläschen zeigen zwar kleinere individuelle Verschiedenheiten (*Clavelina*), sind aber im Wesentlichen bei einer Art constant. In der überwiegenden Zahl der Fälle, die genauer untersucht wurden, liegt das Ovarialbläschen mehr auswärts, dem Hautepithel näher als die Hodenanlage. Doch bedeckt das Ovarium nicht immer genau die letztere, sondern bald ist die Hoden-, bald die Ovarialanlage ein wenig nach rechts oder links hin gerückt. Auf frühen Stadien entspricht auch die Lage der beiden ausführenden Canäle ziemlich genau der der beiden bläschenförmigen Endtheile (Textfig. 192 *D* u. *E*), während später Verlagerungen eintreten können. Bei vielen Formen (*Clavelina, Perophora, Molgula*) reicht schon sehr bald nach der Sonderung der beiden Geschlechtsbläschen das hintere Hodenende über die Ovarialanlage hinaus,

während häufig bei Beginn der Abspaltung das umgekehrte Verhalten zu beobachten ist.

1. Während und nach der Abschnürung nimmt das Hodenbläschen an Grösse bedeutend zu, indem es sich gewöhnlich schlauchartig in die Länge streckt. Die beiden oben erwähnten Typen der Primärbläschen wiederholen sich im Allgemeinen auch in den Hodenanlagen, denn auch diese sind entweder birnförmig und langgestielt, oder einfach schlauchförmig, und diesen Unterschieden entsprechend verläuft die weitere Entwickelung auch verschieden. Doch gilt auch hier das oben für die Primärbläschen Gesagte, dass nämlich die beiden Typen durch eine Reihe Uebergangsformen verbunden werden.

Ist die Hodenanlage ein langgestieltes Bläschen, an dem die beiden Abschnitte scharf gesondert sind, so entwickeln sich diese in ganz verschiedener Weise. Der Stiel wächst zum Vas deferens aus, öffnet sich vorn in die Cloake, und aus seiner einschichtigen Wandung bilden sich an keiner Stelle Sexualzellen. Das kolbenförmig erweiterte Hinterende dagegen stellt den die Spermatozoen producirenden Hodenabschnitt dar; es faltet und lappt sich bei den verschiedenen Arten in einer sehr wechselnden Art und Weise, so dass die bekannten Follikel entstehen, in denen die Geschlechtszellen zur Entwickelung gelangen. In diesem ganzen hinteren Bereich der Hodenanlage bleibt nicht mehr die einfache, einschichtige epitheliale Wandung bestehen, sondern sehr frühzeitig lassen sich zwei Schichten unterscheiden: eine äussere, immer mehr sich abflachende Epithelhülle und eine innere Schicht, deren Dicke und Ausdehnung sehr variabel ist (Textfig. 192 *G*). In dieser Innenlage sind häufig zunächst gar keine Zellgrenzen nachweisbar, und man findet nur ziemlich gleichartige Kerne, oft mehrschichtig übereinander gelagert und häufig in lebhafter Theilung begriffen. Diese Schicht bildet weiterhin die Ursamenzellen, Spermatocyten und Spermatiden. Nach Julin soll bereits das primäre Geschlechtsbläschen der *Styelopsis* eine besondere feine Endothelhülle besitzen, und diese müsste daher auch der Hodenanlage von allem Anfang an zukommen und könnte nicht erst nach der Spaltung des Primärbläschens im Hoden entstehen. Doch ist ein so frühes Auftreten einer äusseren, endothelartigen Schicht weder von mir, noch — soviel mir wenigstens erinnerlich — von einem anderen Beobachter bemerkt worden.

In den Fällen, in welchen die Hodenanlage einen einfachen Schlauch darstellt, tritt gewöhnlich der eben erwähnte Gegensatz zwischen einem vorderen und hinteren Hodenabschnitt nicht auf (*Molgula*), und die Weiterbildung erfolgt an allen Stellen in ziemlich gleicher Weise. Allerdings beginnen die Umbildungen am hinteren Ende und schreiten allmählich nach vorn zu vor. Es entstehen nämlich an dem Schlauch, und zwar später auch an seinem Vorderende, grössere und kleinere lappenförmige Aussackungen, die sich selbst wieder dichotomisch verästeln und traubenförmige Gestalt annehmen. So bilden sich schliesslich reich verzweigte

solide Hodenfollikel, die alle an längeren oder kürzeren Stielen sitzen und in den ältesten, ursprünglichen Schlauchabschnitt der Hodenanlage einmünden. Dieser stellt also den gemeinsamen Sammelcanal, gleichsam ein Vas deferens, dar, ist aber zunächst bis zu einem hochentwickelten Stadium allseitig blind geschlossen. Schliesslich aber erhält er Bewimperung und bricht bei *Molgula ampulloides* an zwei oder drei Stellen in den Peribranchialraum durch (Selys und Damas). Aus dieser Entwickelungsweise des Hodens lässt sich schliessen, dass die gesammte Hodenmasse der *Molgula*, die auf jeder Seite das Ovarium begleitet, aus je einer einheitlichen Anlage entsteht und daher auch als ein Hoden zu zählen ist, obwohl mehrere gesonderte Ausführungsgänge vorhanden sind (vgl. p. 677). Wir haben es daher zweifellos mit einer erst nachträglich erfolgenden Auflösung eines einheitlichen ursprünglichen Hodens in mehrere Abschnitte zu thun. Während bei *M. ampulloides* die Trennung in mehrere Abschnitte sich nur einleitet und noch ganz unvollkommen bleibt, schreitet sie, wie es scheint, bei andern Molguliden und bei *Styelopsis* viel weiter fort, so dass im ausgebildeten Thier eine grössere Zahl fast gänzlich gesonderter Hodentheile zu zählen ist, die alle ihre besonderen Vasa deferentia besitzen.

Wenn ich oben (p. 938) beschrieben habe, dass Hoden und Ovarium aus einem einheitlichen Primärbläschen durch Theilung entstehen, so scheint es doch auch davon vereinzelte Ausnahmen zu geben, wenigstens in Bezug auf die Bildung der Hodenfollikel. Ich habe nämlich zuweilen in *Clavelina*-Knospen neben dem Primärbläschen eine zweite, winzige, allseitig abgeschlossene Blase angetroffen, die sich ebenfalls ganz selbstständig aus Mesenchymzellen gebildet haben muss und weiterhin, wie ich annehme, mit der Hodenanlage verbindet. Es schien mir, dass solche accessorisch auftretende Hodenbläschen nur dann entstehen, wenn die Mesenchymzellen zwischen der Darmschleife besonders zahlreich sich angesammelt haben. Im Gegensatz zu der oben (p. 935) ausgesprochenen Behauptung würde sich in diesen Fällen ausnahmsweise ein Zwitterorgan aus mehreren, ursprünglich getrennten Anlagen zusammensetzen.

Die Entstehung des Hodens und Ovariums aus einer Primärblase, in deren Wand zuweilen schon keimbläschenhaltige Zellen unterschieden werden können, erklärt eine Erscheinung, die wohl schon öfters beobachtet worden und mir nicht unbekannt gewesen ist, die aber erst Redikorzew (1902) genauer für *Fragarium elegans* beschrieben hat. Hier liegen zuweilen in den sonst wohlentwickelten Hodenfollikeln unreife Eizellen mitten zwischen den Ursamenzellen und Spermatocyten. Um parasitäre Eizellen kann es sich hierbei kaum handeln, da die fraglichen Elemente durchaus den jungen Ovocyten im benachbarten Ovarium gleichen. Die Erscheinung erklärt sich so, dass bei der Abspaltung des Hodenbläschens einzelne für die Ovarialanlage bestimmte Zellen in den männlichen Geschlechtsapparat hinüberrückten und in diesem sich vergrösserten. Bei

Pyrosoma habe ich schon früher (1888) verirrte Ovocyten in verschiedenen Organen eingeschlossen angetroffen.

2. Ganz ähnliche Verschiedenheiten wie die Hodenbildung zeigt auch die Entwickelung des Ovariums, denn die Ovarialanlage ist entweder ein gestieltes Bläschen oder ein überall annähernd gleich weiter Schlauch, und zwischen beiden Extremen finden sich die gleichen Uebergänge wie dort. Der Uebergang von dem zum Oviduct werdenden Stielabschnitt zum erweiterten, die Ovocyten producirenden Bläschentheil ist ein ganz allmählicher (Textfig. 192 *D*, *E*, *F*), und die Grenze wechselt bei zunehmendem Alter und bei verschiedenen Individuen nicht unerheblich. In den schlauchförmigen Ovarialanlagen (*Molgula*) proliferiren die Sexualzellen nicht nur hinten, sondern auch weit vorn, und nur ein kleines vorderstes Stück, das lange Zeit blind geschlossen ist und erst später als Oviduct in den Peribranchialraum oder in die Cloake sich öffnet, enthält einfache Epithelwandungen, die keine Eizellen produciren. Der das Keimepithel enthaltende Ovarialabschnitt bleibt bei den grossen Monascidien zumeist nicht ganz einfach bläschenförmig, sondern faltet sich zur Zeit der Geschlechtsreife in verschiedener Weise ein und aus, um eine möglichst grosse Zahl Eier entstehen lassen zu können. In jüngeren Stadien scheint aber stets das Ovarialbläschen ziemlich glattwandig und sehr häufig taschenförmig comprimirt zu sein, so dass die Ovarialhöhle im Querschnitt ungefähr schlitzförmig erscheint. Während der rasch zunehmenden Grösse verändert sich die Gestalt des Ovarialbläschens mehr oder minder erheblich und in einer für die verschiedenen Arten und Gattungen charakteristischen Art und Weise. Auf diese Gestaltveränderungen kann hier im Einzelnen nicht eingegangen werden, zumal es sich im Ganzen nur um unwesentliche Unterschiede handelt. Nur darauf möchte ich hinweisen, dass das Hinterende des Ovarialsackes manchmal in zwei Zipfel ausläuft (Textfig. 192 *H*). Diese beobachtet man zuweilen, aber nicht immer, auch noch im entwickelten Organ (z. B. bei manchen Individuen der *Clavelina*); manchmal können sie im Verlaufe der Entwickelung auftreten, dann wieder verschwinden und durch einen zungenförmigen Fortsatz vertreten werden. In älteren Ovarien, die eine ausgeprägte Lappenbildung aufweisen, kann dann wieder der hinterste Abschnitt in zwei oder drei Ausbuchtungen endigen.

Untersucht man eine Ovarialanlage auf einem etwas vorgeschrittenen Stadium der Ausbildung, so zeigt es sich, dass die Ovocyten nicht gleichmässig im ganzen Umfang des Bläschens auftreten, sondern nur an bestimmten Stellen sich bilden. Sowie schon das Primärbläschen an der äusseren, dem Ektoderm benachbarten Seite in der Regel nur eine flachere Wandung besass, scheint auch stets, oder wenigstens zumeist, das Ovarialbläschen an der betreffenden Stelle ein flaches Epithel zu führen, das zwar späterhin Wimpern entwickelt, aber keine Eizellen producirt (Textfigur 192 *E*, *F*; Fig. 1–4, Taf. XXVII). An der entgegengesetzten, der Hodenanlage nahe liegenden Wand erscheint aber das Epithel gewöhnlich

sehr frühzeitig verdickt, und hier treten dann auch sehr bald deutliche Ovocytenzellen auf. Der Uebergang des eigentlichen hinteren Keimepithels in das einfache Epithel des Oviducts ist ein ganz allmählicher, und es scheint, dass während der Geschlechtsreife die Keimzone sich nach und nach immer weiter nach vorn zu verschiebt.

III. Die paarigen Keimstreifen im Ovarium. Ich habe schon an früheren Stellen dieses Buches (p. 633, 650 und besonders 705) die Frage erörtert, ob in den Ovarien der Ascidien paarige Keimzonen vorhanden sind, und welche Bedeutung diesen zukommt. Nachdem wir nunmehr die Bildung des Zwitterorgans kennen gelernt haben, sind wir in den Stand gesetzt, die Verhältnisse besser zu überblicken, und bei der hohen Bedeutung, die in neuerer Zeit diese Frage gewonnen hat, wird ein nochmaliges Eingehen auf sie nicht überflüssig erscheinen. Bei der Prüfung der Thatsachen werden wir die Befunde am geschlechtsreifen Thier und die Vorgänge bei der embryonalen Bildung der Zwitterorgane auseinander zu halten haben.

1. Wenn im geschlechtsreifen Ovarium in der That auch, wie mehrfach behauptet worden ist, zwei gesonderte, rechts und links symmetrisch gelagerte Keimzonen vorkämen, so könnte dieses Verhalten doch ohne Weiteres nicht massgebend sein, auf zwei ursprünglich getrennte Ovarien zu schliessen, wenigstens nicht, solange noch unbekannt ist, ob die beiden angeblichen Keimzonen wirklich von Anfang an selbstständig und unabhängig voneinander im jungen Ovarium auftreten, oder ob es sich nicht um eine nachträgliche, wirkliche oder vielleicht auch nur scheinbare Theilung eines ursprünglich einheitlichen Keimstreifens handelt. In dieser Beziehung kann also erst die Untersuchung der Entwickelung des Ovariums vollen Aufschluss bringen. Aber in mehreren Fällen ergiebt doch auch schon die genauere Beobachtung des geschlechtsreifen Organs, dass in Wirklichkeit getrennte, paarige Keimzonen gar nicht vorhanden sind, obwohl das von den Autoren behauptet wurde. Ich war früher geneigt, diesen älteren Angaben ohne Weiteres Glauben zu schenken, habe mich aber doch jetzt in mehreren Fällen davon überzeugt, dass sie lediglich auf eine irrthümliche Deutung, zum Theil auch auf ungenaue Beobachtung zurückzuführen sind.

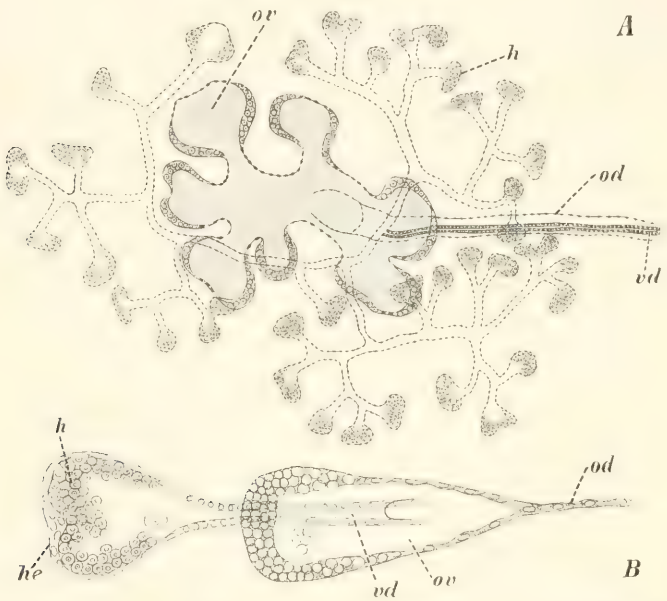
Das gilt in erster Linie für die Darstellung, die Van Beneden und Julin (1886) vom Bau des geschlechtsreifen Ovariums der *Clavelina Rissoana* gegeben haben. Aus dem Querschnitt durch das Organ, den die belgischen Autoren in Fig. 14, Taf. XV ihrer Arbeit, allerdings in verkehrter Orientirung, abgebildet haben (vgl. dagegen Textfig. 135, p. 632), schliessen sie auf das Vorhandensein von zwei besonderen, seitlichen Keimstreifen, die durch ein flaches Epithel allseitig voneinander getrennt sind. In Wirklichkeit ist aber auch die innere ventrale Ovarialwand ein typisches Keimepithel, das in der Entwickelung den Seitentheilen vorauseilte. Während daher auf späteren Stadien nur seitlich neue Ovocyten sich bilden, sind in der Medianzone ventral bereits grosse, zum

Theil langgestielte Eizellen entstanden, genau so, wie es Van Beneden und Julin gezeichnet haben. Bei *Clavelina lepadiformis* findet man auch noch im geschlechtsreifen Organ an der Ventralwand zwischen älteren Ovocyten einzelne jüngere in Bildung begriffen. Bei *Cl. Rissoana* soll das nicht der Fall sein, da hier, wie Van Beneden annimmt, die ganze Ventralwand im Alter sich abflacht, während die in dieser Region am frühesten entstandenen Geschlechtszellen an Grösse ausserordentlich zunehmen. Einen guten Durchschnitt durch ein geschlechtsreifes *Clavelina*-Ovarium bildet auch Floderus ab; aber seine Schlussweise und Art der Deutung sind ebenso irrthümlich wie bei Van Beneden. Obwohl Floderus beobachtet hat, dass an der ventralen Ovarialwand gerade die grössten, bereits langgestielten Ovocyten sitzen, rechnet er doch diese ganze breite Mittelzone nicht zum Keimepithel, sondern fasst als ein solches nur die beiden seitlichen Streifen auf, an denen junge Geschlechtszellen sitzen. Daher zählt er im Ovarium nicht nur ein, sondern zwei Keimepithelien und behauptet, dass diese „ihrer ganzen Ausdehnung nach getrennt" sind. Die richtig beobachtete Anordnung der Geschlechtszellen erklärt Floderus daraus, dass „die Entwickelung innerhalb der beiden Partien der Keimschicht in der Richtung von der dorsalen Seite an gegen die ventrale vor sich geht, denn in der Nähe der ersten Seite findet man immer die jüngsten, am wenigsten differenzirten Entwickelungsstadien, während man an der ventralen Seite stets die ältesten Eier und die am längsten gestielten Follikel zu suchen hat". Es liegt auf der Hand, dass sich Floderus verkehrt ausgedrückt hat. Denn da sich im Keimepithel zuerst die auf späteren Stadien grösseren ventralen Eizellen und dann erst die kleineren dorsalen gebildet haben müssen, beginnt die Differenzirung des indifferenten Keimepithels zu Ovocyten ventral und ergreift erst später die seitlichen und etwas mehr dorsal gelegenen Partien der Ovarialwand. Die Untersuchung junger, in Bildung begriffener Eierstöcke bestätigt das.

Genau das gleiche Verhalten wie bei *Clavelina* findet sich bei *Styelopsis grossularia* und *Fragaroides aurantiacum*. Dass bei *Fragaroides* nur ein Keimstreifen vorhanden ist, habe ich bereits oben (p. 705) angeführt, obwohl Floderus und Maurice gerade das Ovarium dieser Ascidie als ein typisches Beispiel für paarige Keimstreifen bezeichnen. Prüft man aber die Abbildungen der Schnittserie, so findet man in ihnen, so klar als man es überhaupt nur wünschen kann, den Beweis für die Gegenwart eines einzigen zusammenhängenden Keimepithels, das die ganze Ventralwand des Ovariums einnimmt. Eine solche Verkennung des thatsächlichen Verhaltens beweist, dass Maurice völlig unter dem Einfluss seines Lehrers Van Beneden stand. Ueberzeugt von der Richtigkeit der Van Beneden'schen Auffassung, glaubte Maurice an die allgemeine Verbreitung paariger Keimstreifen im Ovarium, und so wird er ausser Stande, die doch sehr einfachen Verhältnisse im Eierstock des *Fragarium* richtig zu beurtheilen: statt einer grossen, nach den

beiden Seiten hin sich ausdehnenden Keimzone sieht er wie seine Vorgänger zwei ganz getrennte Keimstreifen, von denen jeder einem besonderen Ovarium entsprechen soll. Das Gleiche gilt für *Styelopsis* (Textfig. 141. p. 658), bei der, wie ich mich nunmehr überzeugt habe, ebenfalls die ganze Innenwand des Ovariums als eine Keimzone functionirt. Wenn das in alten, geschlechtsreifen Thieren auf den ersten Blick nicht immer ganz klar hervortritt, so hat das darin seinen Grund, dass die sehr grossen Eier mit verhältnissmässig feinen Stielen der nach innen zu gekehrten Ovarialwand aufsitzen, und dass diese letztere zwischen den Ursprungsstellen der Follikelstiele sich sehr bedeutend abflachen kann.

Fig. 193.



A = Zwitterapparat einer jungen *Ascidiella scabroides*. Nur das Anfangsstück der Ausführungsgänge ist gezeichnet. *B* = Junger Zwitterapparat einer *Perophora Listeri*. (Nach Van Beneden und Julin.)

h = Hoden und Hodenfollikel; *he* = Aeusseres Hodenfollikelepithel; *od* = Oviduct; *or* = Ovarium; *vd* = Vas deferens.

Bei einer Reihe anderer Ascidien haben schon frühere Autoren vergeblich nach zwei getrennten Keimstreifen im ausgebildeten Ovarium gesucht. Nicht vorhanden sind sie bei *Ascidia mentula*, *Ascidiella venosa*, *Corella parallelogramma* nach Floderus, bei *Distaplia occidentalis* nach Bancroft, obwohl alle diese Ascidien nur ein einziges unpaares Ovarium besitzen, in welchem stets zwei Keimzonen vorkommen sollen.

Wo zwei oder mehrere vollständig getrennte Ovarien in der geschlechtsreifen Ascidie auftreten, sollen, den älteren Angaben zufolge, die Keimstreifen sich verschieden verhalten. Bei *Styela rustica* (Lin.) Traust.

beschreibt Floderus in jedem der beiden Ovarien, von denen eines rechts, das andere links liegt, zwei getrennte Keimzonen, und ähnlich sollen alle vier Ovarien der *Styela Montereyensis*, die paarweise links und rechts angeordnet sind, gebaut sein (Bancroft). Dass dagegen die beiden Ovarien der *Molgula occulta* (Textfig. 139, p. 645) keine besonderen paarigen Keimzonen besitzen, sondern allenthalben Eier produciren, ist oben bereits bemerkt und auch von Selys-Longchamps und Damas für *M. ampulloides* nachgewiesen worden. Ebensowenig fand Floderus ein zweigetheiltes Keimepithel in den zahlreichen Polycarpen der *Polycarpa pomaria*.

Aus dem hier gegebenen Ueberblick über die in der Litteratur vorliegenden älteren Angaben geht zur Genüge hervor, dass paarige Keimstreifen nicht nur in den Ovarien angenommen wurden, die sich in jedem Thier in der Einzahl finden, sei es in symmetrisch medianer Lage, sei es asymmetrisch nach links oder rechts verschoben, sondern auch in den Eierstöcken, die in mehrfacher Zahl und symmetrischer Vertheilung vorkommen. Selys-Longchamps und Damas (1900) sind daher nicht im Recht, wenn sie glauben, dass alle Ovarien, die nur in der Einzahl auftreten, paarige Keimzonen entwickeln. Aus der Hypothese Van Beneden's und Julin's würde sich das allerdings ergeben müssen (siehe weiter unten, p. 948).

2. Von viel grösserer Bedeutung aber als der Bau des geschlechtsreifen Ovariums sind die frühesten Entwickelungsvorgänge, die sich in der Ovarialblase abspielen, wenn es gilt, die Frage zu beantworten, ob im Ascidieneierstock zwei getrennte Keimepithelien bestehen und daher zwei ursprünglich verschiedene Ovarien sich vereinigt haben. Dass der Eierstock im jungen und im geschlechtsreifen Thier ein ganz verschiedenes Aussehen zeigen kann, hat schon Bancroft bemerkt. Bei ganz jungen *Distaplia occidentalis* fand er stets nur einen einzigen breiten Keimstreifen im Ovarium, während zur Zeit der Geschlechtsreife ausnahmsweise in manchen Fällen zwei getrennte Zonen vorgetäuscht wurden, wie ich glaube dadurch, dass einzelne grosse Eier von der mittleren Ventralwand sich abgelöst hatten. Auch bei *Styela Montereyensis* zeigen sich die beiden Keimzonen, die oben erwähnt wurden, nur im Alter; in jungen Ovarien besteht nur ein einziger breiter, die ganze Ventralwand einnehmender Keimstreifen. Nur in den Fällen, in welchen zwei getrennte Keimstreifen bereits im jugendlichen Eierstocksbläschen angelegt werden, könnte der paarigen Bildung eine grössere Bedeutung beigemessen werden, nicht aber auch dann, wenn sie im Alter nur scheinbar auftreten, dadurch, dass an gewissen Stellen die bereits gebildeten Eier abgestossen wurden.

Um diese Frage womöglich zur endgültigen Entscheidung zu bringen, habe ich neuerdings die Entwickelung des Zwitterapparates noch einmal untersucht. Eine genauere Durchsicht der Litteratur gestattete, eine ganze Reihe beschriebener Fälle sofort auszuscheiden, da die Autoren

genau den gleichen Fehler in der Deutung der thatsächlichen Befunde begangen hatten, den ich oben (p. 942) bei der Darstellung des geschlechtsreifen Ovariums richtiggestellt habe: auch im jugendlichen Eierstock beobachteten und zeichneten sie nur ein Keimepithel, beschreiben aber zwei. Das gilt z. B. für *Fragarium*, *Styelopsis* und ganz besonders für *Clavelina*. Dass bei dieser Ascidie zuweilen sehr früh, bereits in dem Primärbläschen, einzelne grosse weibliche Geschlechtszellen auftreten können, ist oben erwähnt worden (Textfig. 192 *J*, p. 932). Wenn auch hin und wieder diese Zellen seitlich entstehen, so fehlen sie aber doch auch nicht median an der Ventralwand gänzlich, und jedenfalls kann auf diesem frühen Stadium von zwei besonderen Keimstreifen keine Rede sein. Erst nach der Sonderung in Hoden- und Ovarialbläschen differenziren sich in diesem die Geschlechtszellen, und zwar in einem einheitlichen Streifen an der Ventralwand. Wenn auch nicht in ganz scharfer Grössenreihe angeordnet, so findet man doch die ältesten und grössten Sexualzellen der Medianebene nahe gelegen; nach rechts und links hin folgen die jüngeren Zellen. Es erklärt sich das daraus, dass die Mittelzone des Eierstockbläschens die älteste Region ist, in der die Differenzirung begann, während gleichzeitig das Organ an der Peripherie besonders stark wuchs. Daher liegen an den Rändern kleinere, in lebhafter Vermehrung begriffene Zellen, aber es ist natürlich durchaus unstatthaft, nur diese Seitenzonen und nicht auch die ganze mittlere als Keimstreifen zu bezeichnen. Vielmehr giebt es nur ein einziges Keimepithel in jedem Eierstock (vgl. Textfig. 192 *F*). Das haben auch Bancroft, Selys und Damas bei den von ihnen untersuchten Ascidien ganz richtig erkannt und gedeutet, und es besteht für mich kein Zweifel, dass sie auch im Ovarium der *Clavelina* nicht länger mehr zwei Keimstreifen zählen würden, wenn sie Jugendformen untersucht hätten.

Dass auch bei *Ascidiella scabroides* von zwei besonderen Keimstreifen keine Rede sein kann, beweisen die Abbildungen, die Van Beneden und Julin gegeben haben. Eine davon habe ich als Textfig. 193 *A* hersetzen lassen. Das Ovarium ist reich gelappt, und zuweilen sieht man in jedem Lappen entweder zwei, auf diesem jugendlichen Stadium noch getrennte, verdickte Zonen oder nur eine breite Keimzone, die den ganzen Lappengrund erfüllt. Genau so verhält sich auch das junge Ovarium der *Chelyosoma productum*, nur dass bei diesem die Lappen und Verzweigungen später reicher und in ihren Stellungen variabler sind (Bancroft). Ebensowenig bestehen bei *Perophora Listeri* zwei gesonderte Keimzonen. Zum Beweise lege ich hier die Copie einer Zeichnung Van Beneden's vor, in der das ganze Blindende des Ovarialbläschens in lebhafter Zellvermehrung zu sehen ist (Textfig. 193 *B*). Die Abbildung stimmt vollständig mit meinen Befunden überein (vgl. Fig. 3, Taf. XXVI); doch sah ich das Keimepithel nicht immer ganz regelmässig an dieser Stelle, sondern zuweilen auch mehr oder weniger da- oder dorthin verschoben auftreten. Wenn Van Beneden auf etwas älteren Stadien regelmässig die Ovocyten

in zwei Längsstreifen angeordnet fand, so kann ich das nicht bestätigen und möchte auch besonders hervorheben, dass die in jüngeren Ovarien beobachteten Verhältnisse dem widersprechen.

Zwei deutlich und scharf voneinander getrennte Keimzonen beschreibt und zeichnet aber Floderus im jungen Eierstock der *Ciona intestinalis*. Mir fehlt es an Material, um eine Nachuntersuchung vorzunehmen, und ich will auch gar nicht bestreiten, dass die Abbildung richtig wiedergegeben ist. Wünschenswerth schiene es mir aber, zu wissen, ob alle Querschnitte der Serie die gleiche Halbirung des Ovarialbläschens und Trennung der Keimzonen zeigen, oder ob nicht vielleicht in der nächstbenachbarten Region die beiden Keimstreifen wieder in einen zusammenfliessen. Eine derartige Lücke in der breiten und dicken Keimzone habe ich in einigen Fällen auch bei *Clavelina* beobachtet. Allerdings war der Eierstock entwickelter als hier bei *Ciona*, und dicht vor und hinter der verdünnten Wandstelle, die nur auf zwei bis drei Schnitten sichtbar wurde, sassen gerade besonders grosse Eizellen.

Bei der Weiterentwickelung dehnt sich das Keimepithel immer mehr aus und kann sich endlich auch auf die Dorsalwand mehr oder minder weit hinüberschlagen. In den mittleren, ältesten Theilen des Keimepithels reifen allmählich unter riesigen Grössenzunahmen und Follikelbildungen die zuerst entstandenen Geschlechtszellen. In vielen, vielleicht weitaus den meisten Fällen scheinen zwischen diesen grossen Elementen später keine neuen Sexualzellen mehr sich zu differenziren, und auch bei *Clavelina lepadiformis* treten sie hier nur noch spärlich auf. Der Ort unmittelbar neben den in ausserordentlicher Grössenzunahme begriffenen jungen Ovocyten wäre in der That auch für neu sich differenzirende Sexualzellen sehr ungeeignet. An den Rändern aber erfolgt immer wieder die Neubildung der Ureier und Ovocyten. Uebersieht man, die medianen grossen Eier bei der Deutung der Befunde mit in Rücksicht zu ziehen, oder sind vielleicht die Zellen von der Wand abgelöst, so gelangt man zu der irrigen Vorstellung, es bestünden im Ovarium zwei verschiedene Keimzonen; es handelt sich aber nur um die in lebhafter Thätigkeit stehenden Randpartien des einheitlichen Keimepithels. Wo der Eierstock sich theilt oder lappt, wiederholt sich in jedem Abschnitt das Bild, das wir im Haupttheil des Organs angetroffen haben (Textfig. 192 *H*).

3. Die vorhergehenden Betrachtungen haben uns zu dem Ergebniss geführt, dass fast nirgends im jungen Ascidieneierstock zwei getrennte Keimepithelien auftreten. Wenn vielleicht auch die wenigen Fälle (*Ciona*), in denen das Vorkommen nur einer Keimzone bisher nicht erwiesen worden ist, später noch einmal in der gleichen Weise wie die andern werden gedeutet werden können, so muss doch andererseits zur Stunde mit der Möglichkeit gerechnet werden, dass gelegentlich in einem Ovarium zwei Keimstreifen vorhanden sind. Es handelt sich aber dann immer nur um eine Ausnahme und keinesfalls um eine Eigenthümlichkeit, die, wie irrthümlicher Weise behauptet wurde, allen in der Einzahl auftretenden

Ovarien zukommt. Ist es nun statthaft, auf eine solche Besonderheit einer oder der anderen Jugendform hin so weitgehende Schlussfolgerungen aufzubauen, wie es Van Beneden und Julin thuen?

Wie bereits oben (p. 705) bemerkt ist, haben die beiden belgischen Autoren die Behauptung aufgestellt, dass jeder gesonderte Keimstreifen im unpaaren Ascidienovarium einem ursprünglich selbstständigen Eierstock der Tunicatenstammform entspreche. Im Besonderen werden die Vertebraten zum Vergleich herangezogen, und deren paarige Ovarien zusammengenommen werden dem einzigen unpaaren Eierstock vollkommen gleichgesetzt. Jeder Keimstreifen des Ascidienorgans ist homolog einem completen Ovarium der Vertebraten; das die beiden Keimzonen verbindende flache Ovarialepithel entspricht dem Peritonealepithel der Wirbelthiere, die Ovarialhöhle der Ascidien ist eine enterocöle Leibeshöhle.

Dass gerade Van Beneden und Julin sich versucht fühlten, noch in der ausgebildeten Ascidie nach einem Enterocöl zu suchen, darf immerhin als auffallend bezeichnet werden. Glaubten sie doch, bereits auf sehr frühen Embryonalstadien paarige Cölomdivertikel des Archenterons, die allerdings sehr bald wieder verloren gehen sollten, nachgewiesen zu haben (p. 746). Was soll also eine zweite Cölomhöhle bedeuten, die völlig unabhängig von den ursprünglichen „Cölomdivertikeln" auftritt und überdies so spät in der postlarvalen Zeit, dass bereits sämmtliche anderen Organe wohl ausgebildet sind, wenn sie erscheint? Das primäre Geschlechtsbläschen bildet sich aus Mesenchymzellen, die den übrigen Bindegewebs- oder auch Blutzellen durchaus gleichen, nur dass diese vereinzelt bleiben und zu keinem Bläschen zusammentreten. Es giebt aber doch auch bestimmte Mesodermzellen, die neben der Primärblase ebenfalls zur Bildung kleiner und zumeist sehr zahlreicher Bläschen sich zusammenfinden. Diese sehen anfangs der Geschlechtsanlage durchaus ähnlich, werden später aber zu Nierenbläschen; sie bleiben verhältnissmässig klein und theilen sich auch nicht, wie es das Primärbläschen thut, in zwei qualitativ verschiedene Abschnitte. Bei *Phallusia*, *Ascidia* und *Ascidiella* entstehen die ersten Nierenbläschen ungefähr gleichzeitig mit den Geschlechtsorganen, und wenn daher der Hohlraum in dem primären Geschlechtsbläschen als Enterocöl aufgefasst wird, ist kein Grund vorhanden, das Nierenlumen anders zu deuten, da in morphologischer und entwickelungsgeschichtlicher Beziehung vollkommene Uebereinstimmung herrscht. Auch noch einen Schritt weiter müsste man gehen und ebenso wie die Geschlechts- und Nierenhöhlen auch die wenigen von einem Endothel umschlossenen Blutbahnen dem Enterocöl zurechnen. Denn die Gefässwandungen entstehen ebenfalls aus bindegewebsartigen Mesenchymzellen, vielleicht auch aus Blutzellen, die sich festgesetzt und flach ausgebreitet haben. Zu diesen Consequenzen müssten sich meines Erachtens gerade Van Beneden und Julin verstehen, die besonders prädisponirte Geschlechtszellen im Mesenchym nicht kennen und nachdrücklich die Identität der die Primärblase zusammensetzenden Elemente mit

dem übrigen Mesenchym betonen (vgl. p. 934). Anders könnte man sich freilich zu dieser Frage stellen, wenn die das primäre Geschlechtsbläschen aufbauenden Mesenchymzellen ganz besonderer Art wären und in einer bestimmten, isolirt laufenden Generationsreihe von einer Urmesodermzelle auf jeder Seite sich ableiten liessen. Diese beiden Stammzellen müssten den beiden Van Beneden'schen Cölomdivertikeln angehören.

Ergiebt sich somit, dass die Auffassung, die im Ovarialbläschen der Ascidien ein Peritonealepithel und Enterocöl zu erkennen glaubt, weit davon entfernt ist, bewiesen zu sein oder auch nur als sehr wahrscheinlich gelten zu dürfen, so schwebt Van Beneden's und Julin's Hypothese, dass die beiden Vertebratenovarien im Ascidieneierstock durch je ein besonders Keimepithel vertreten werden, vollends in der Luft. Die Revision des Thatsachenmaterials hat uns gelehrt, dass zwei getrennte Keimepithelien in einem weiblichen Geschlechtsbläschen vielleicht nirgends vorhanden sind, jedenfalls aber ein ganz ausnahmsweises Verhalten bedeuten. Zumeist wurde der symmetrische Bau des Eierstocks falsch beurtheilt, und die seitlichen Ränder eines einheitlichen Keimepithels wurden mit besonderen selbstständigen Keimstreifen verwechselt. Es ist aber natürlich durchaus nicht unmöglich, dass die Ovocyten auch wirklich gelegentlich in einem Ovarium zuerst an den beiden Seiten des Geschlechtsbläschens sich differenziren und so zwei Keimstreifen darstellen. Dann aber liegt es meines Erachtens viel näher, dafür besondere Ernährungs- und Wachsthumsbedingungen, die lediglich die betreffende Species angehen, verantwortlich zu machen, als den Versuch zu unternehmen, diese Erscheinungen als uralte Erbstücke, die von vertebratenähnlichen Vorfahren übernommen worden sind, zu erweisen. Das lässt sich nur dann ausführen, wenn man neue, unbewiesene und unerweisbare Voraussetzungen macht.

Es darf nicht vergessen werden, dass der Bau der noch jugendlichen Eierstöcke im Wesentlichen überall der gleiche ist, und dass ein durchgreifender Unterschied im Verhalten des Keimepithels in den Ovarien, die in der Einzahl oder in der Mehrzahl auftreten, nicht besteht. Die zwei angeblich getrennten Keimstreifen kommen nicht nur da vor, wo nur ein unpaarer Eierstock vorhanden ist, sondern sie wiederholen sich zuweilen in jedem der in der Zwei- oder Mehrzahl entwickelten Ovarien. In solchen Fällen (*Styela rustica*) müsste sowohl der rechte wie der linke Ovarialschlauch ein Aequivalent beider Vertebratenovarien besitzen, da ja jeder Keimstreifen immer dem Eierstock einer Seite eines Wirbelthieres homolog sein soll. Soll diese Schlussfolgerung, zu der man nothwendigerweise geführt wird, nicht direct widersinnig und sinnlos erscheinen, so müsste man voraussetzen, dass die paarigen Geschlechtsorgane der Ascidien gar nicht ursprünglich homotype, symmetrisch gelagerte Organe waren, sondern aus einem unpaaren medianen Gebilde dadurch entstanden seien, dass dieses in eine Reihe metamer hintereinander gelegener Stücke zerfallen, und jeder einzelne homodyname Theil später abwechselnd nach

rechts und links hinübergerückt wäre, so dass eine homotype Lagerung gewonnen wurde.

Gegen die Van Beneden-Julin'sche Auffassung, dass der einzelne Eierstock der Ascidien in Wirklichkeit eigentlich ein verschmolzenes Doppelovarium sei, sprechen aber auch noch andere Erwägungen, auf die hier schliesslich noch hingewiesen sei. Hoden und Eierstock entstehen, wie wir sahen, aus einem gemeinsamen primären Geschlechtsbläschen. Wenn im Eierstock wirklich die beiden ursprünglich ganz getrennten Ovarien der rechten und linken Körperhälfte vereinigt sind, müsste das Gleiche doch auch für den Hoden gelten, und besonders auf den frühen Embryonalstadien, im Primärbläschen schon, müsste sich die alte Duplicität der Geschlechtsanlagen verrathen. Davon ist aber keine Rede. Das Primärbläschen bildet sich als ein vollkommen einheitliches Gebilde und zeigt keine Spur der Zusammensetzung aus zwei getrennten Hälften. Im Hoden ist ein doppeltes Keimepithel nicht nachgewiesen worden; nur Julin (1893) deutet an einer Stelle an, dass bei *Styelopsis* in der Hodenanlage zwei streifenähnliche, verdickte Regionen in der Wandung auftreten sollen. Ich möchte aber dieser Angabe nicht übermässige Bedeutung beimessen, weil auch im Ovarium dieser Ascidie zwei getrennte Keimepithelien beschrieben wurden, obwohl sie hier gar nicht vorhanden sind.

So fallen denn alle Stützen der Van Beneden'schen Hypothese in sich zusammen, und es fehlt jeder Grund, die Ovarialhöhle der Ascidien für eine enterocöle Leibeshöhle anzusehen, an deren Wandung zwei getrennte Eierstöcke sich noch jetzt anlegen und entwickeln. Fände sich bei allen Ascidien nur ein einziges Zwitterorgan, so läge es vielleicht noch näher, eine andere Auffassung zu vertreten und die überall vorkommende Zweitheilung des primären Geschlechtsbläschens in Hoden- und Ovarialbläschen auf die beiden ursprünglichen Hälften der enterocölen Leibeshöhle einer vertebratenähnlichen Vorfahrenform zurückzubeziehen und anzunehmen, dass der linke und rechte Cölomtheil sich sexuell divergirend weiter entwickelten. Das unpaare Ascidienovarium entspräche dann nicht beiden, sondern nur dem Eierstock einer Seite der Vertebraten, der Ascidienhoden dem Vertebratenhoden der anderen Seite. Jedoch auch derartige Speculationen müssen sich bald als verfehlt und hinfällig erweisen, da sie den thatsächlichen Befunden des anatomischen Baues der Ascidien direct widersprechen, und so müssen wir wohl endgültig die Hoffnung aufgeben, im Zwitterapparat der Ascidien die paarigen Geschlechtsorgane und die enterocöle Leibeshöhle der Wirbelthiere deutlich erhalten wiederzufinden.

8. Die abgekürzte Entwickelung ohne freischwimmende Larvenform bei einigen Molguliden.

Im Jahre 1870 machte Lacaze-Duthiers die überraschende Mittheilung, dass die Entwickelung des befruchteten Eies der *Molgula tubulosa*, die er später als *Anurella roscovita* bezeichnete, in einer von allen anderen Ascidien völlig abweichenden Weise verlaufe; das charakteristische freischwimmende, geschwänzte Larvenstadium sollte fehlen und aus dem Follikel ein schwanzloses Thierchen hervorkriechen, das nach einigen amöboiden Bewegungen sich festsetzt. Wenn Lacaze's Angaben auch nicht direct bezweifelt werden konnten, so verhielt man sich doch ihnen gegenüber ziemlich zurückhaltend (Hancock), und erst die etwas eingehendere Untersuchung Kupffer's (1872), die sich auf *Molgula macrosiphonica* und *M. simplex* erstreckte, schien Gewissheit zu schaffen. Lacaze-Duthiers selbst hat dann später (1874) noch eine zweite, mit einigen Tafeln versehene Arbeit über die verkürzte Entwickelung der *Molgula* folgen lassen, ohne indessen über die Ergebnisse Kupffer's, insoweit sie sich wenigstens auf die Organogenie beziehen, erheblich hinauszukommen.

Das Fehlen eines geschwänzten Larvenstadiums zeichnet, wie man von allem Anfang an wusste, nur einige Species der Gattung *Molgula* aus. P. J. Van Beneden hatte bereits 1846 bei *Molgula ampulloides* eine typische geschwänzte Larvenform nachgewiesen, und das Gleiche fand Hancock (1870) bei seiner *M. complanata*. Dass so bedeutende Unterschiede in der Embryonalentwickelung einer Gattung vorkommen könnten, hielt Lacaze-Duthiers für unwahrscheinlich, und daher vereinigte er alle Arten mit verkürztem Entwickelungsgang unter dem neuen Gattungsnamen *Anurella*.

Früher schon hatte Giard versucht, die Gattung *Molgula* unter Verwerthung von gewissen Verschiedenheiten in der Embryonalentwickelung in drei Gruppen aufzulösen. Diejenigen Species, die er als *Molgula* gelten lässt, entwickeln sich direct, ohne eine freischwimmende, geschwänzte Larvenform. Die Gattung *Gymnocystis* bildet Larven, die einen wohlausgebildeten, langen Ruderschwanz tragen, während die Larven der *Lithonephria* nur kurze Ruderorgane besitzen und daher weniger beweglich sind. Heller hat später diese drei Gattungen festgehalten, die unterscheidenden Merkmale aber, die sich auf ontogenetische Verschiedenheiten beziehen, fallen lassen und durch anatomische Criterien ersetzt. Damit sind die Definitionen der Gattungen ganz andere geworden, und die Abgrenzung im Sinne Giard's verlor ihre Bedeutung. Giard war sich freilich von Anfang an bewusst, dass eine gute, scharf abzugrenzende Gattung auch durch andere Eigenthümlichkeiten ausgezeichnet sein müsse, als eben solche, die lediglich in der ontogenetischen Entwickelung hervortreten, und daher versuchte er den Nachweis, dass seine *Molgula*-arten durch eine besondere Lebensweise ausgezeichnet seien. Sie sollten

im Sande eingescharrt leben, und damit hänge es zusammen, dass freischwimmende Larven gar nicht mehr auftreten und die ganze Entwickelung geschützt im Mutterthier verläuft. Nur die frei sich erhebenden festsitzenden Molguliden sollten geschwänzte Larven erzeugen. Theoretisch würde eine solche Beziehung sehr wohl verständlich erscheinen können, allein die Natur arbeitet nicht nach solchen vorgefassten Principien, und es zeigte sich daher auch bald, dass Giard's Ansicht in Wirklichkeit nicht zutrifft. Lacaze-Duthiers (1877) führt fünf Species seiner Gattung *Anurella* an: sie weichen aber in ihrer Lebensweise weit voneinander ab und leben durchaus nicht alle im Sande verscharrt.

Es ist schon von mehreren anderen Autoren bezweifelt worden, dass eine solche Auflösung der Gattung *Molgula* in zwei oder drei völlig getrennte Gruppen gerechtfertigt erscheint, weil die Unterschiede im anatomischen Bau der ausgebildeten Ascidie mit den Verschiedenheiten, die die ontogenetische Entwickelung betreffen, nicht in einer übereinstimmenden Weise auftreten. Die Systematik hätte sich, so meinte man, in erster Linie, wenn vielleicht auch nicht ausschliesslich, auf anatomische Merkmale zu gründen.

I.

Die Befruchtung der Eier der hier zu behandelnden Molguliden erfolgt entweder noch im Peribranchialraum resp. in der Cloake, oder erst im freien Wasser, nachdem die reifen Eizellen durch die Egestionsöffnung ausgestossen worden sind (Lacaze-Duthiers*). Nach Kupffer legt die *Molgula macrosiphonica* die Eier nicht immer einzeln ab, sondern auch in zusammenhängenden Klumpen, „in denen die Eier durch ein ziemlich festes, structurloses hyalines Bindemittel vereint werden, wie bei dem Laich von Gastropoden, nur consistenter als es bei einer mir bekannten Gastropodenart angetroffen wird. Diese Eier stehen etwa um ihren halben bis ganzen Durchmesser in der Bindemasse voneinander entfernt". Ich glaube, dass Lacaze im Recht ist, wenn er die Existenz einer besonderen, die einzelnen Eier verbindenden Kittsubstanz in Zweifel zieht. Meines Erachtens erklärt sich die Erscheinung in einer ähnlichen Weise, wie ich es oben (p. 732 fg.) für *Clavelina* beschrieben habe: die Klumpen entstehen dadurch, dass die Follikel der Eier unter Betheiligung der Testazellen miteinander verkleben, aber nicht etwa vollständig schwinden. Das über weite Strecken abgeflachte Follikelepithel wurde von Kupffer übersehen: nicht unbeobachtet aber blieben die verdickten Epithelstränge, die zwischen den einzelnen Eiern hinziehen, und als „ein platter Kuchen von Zellen" am Ei beschrieben werden. Bei *Molgula roscovita* scheint

*) Lacaze-Duthiers erwähnt, dass die in Gefangenschaft gehaltenen *Molgula roscovita* ziemlich leicht zur Eiablage gebracht werden könnten. Doch beginnen die geschlechtsreifen Thiere in der Regel erst ein oder zwei Tage, nachdem sie in die Gefässe übergeführt worden sind, manchmal noch später, die Geschlechtszellen auszuwerfen.

eine derartige partielle Abflachung des Follikelepithels nicht einzutreten, und während der ganzen Embryonalentwickelung behalten alle Follikelzellen ihre ziemlich ansehnliche Grösse. Es besteht also kein wesentlicher Unterschied im Verhalten der Eihüllen bei den verschiedenen Eiern der *Molgula*-Arten.

Nicht immer erfolgt, wie zuweilen irrthümlich angegeben wird, die directe Entwickelung im freien Wasser, sondern mehrfach entstehen die ungeschwänzten Embryonen oder Larven in den Peribranchialräumen des Elternthieres, das sie erst auf sehr vorgerückter Ausbildungsstufe verlassen. Das erwähnt bereits Lacaze-Duthiers (1877) für seine *Anurella solenota*, für *A. simplex**) und *A. Bleizi*, und für die letztgenannte Art hat das neuerdings Damas bestätigt. Meines Erachtens wird man das erste phylogenetische Auftreten der abgekürzten Entwickelung nur bei solchen Ascidien annehmen dürfen, die sich bis zu einem sehr weit vorgeschrittenen Stadium im Innern des Elternthieres ausbilden. Für „die Gattung *Anurella*" wird man also geradezu die Larvenausbildung im Peribranchialraum als das ursprüngliche Verhalten bezeichnen dürfen.

Die Furchung verläuft bei *Molgula roscovita* nach der Darstellung Lacaze-Duthiers' sehr auffallend inäqual, und gleichzeitig unterscheiden sich die Zellen bedeutend durch ihre Färbung (p. 736fg.). Die kleinen Blastomeren sind hell und durchsichtig, die grossen ganz undurchsichtig, trüb grünlichgelb. Das Ergebniss des Furchungsprocesses scheint ein solider kugeliger Zellhaufen zu sein, der als Morula bezeichnet wurde.

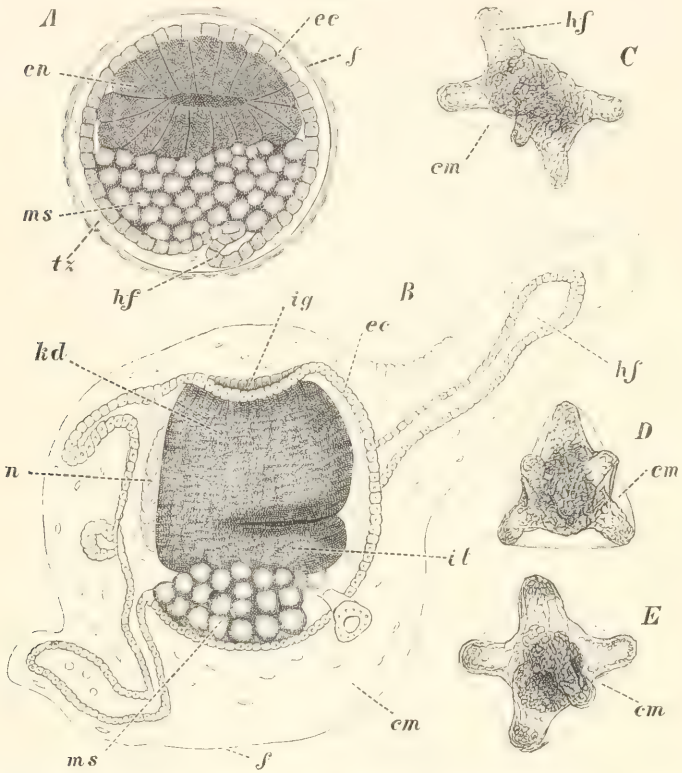
Die Art der Furchung und der Vorgang der Gastrulation sind bisher durchaus ungenügend erforscht worden, und überdies widersprechen sich die Angaben der Autoren. Denn im Gegensatz zu Lacaze findet Kupffer, dass sich die Furchung der *M. macrosiphonica* „regelmässig" vollziehe, wenngleich die Kerne der Blastomeren nicht sichtbar seien.

Die Gastrulation müsste nach Kupffer in ziemlich ähnlicher Weise vor sich gehen wie bei *Phallusia*, nur plattet sich bei dieser die Blastula stärker ab, als es dort der Fall ist. Bei *Molgula* soll weiterhin die Abflachung bald wieder sich ausgleichen und der Keim abermals kugelig werden (Textfig. 194 *A*). Lacaze-Duthiers spricht zwar auch von einer Invagination, und an den bei nur sehr mässig starken Vergrösserungen hergestellten Abbildungen erkennt man eine Oeffnung, die als Blastoporus zu deuten sein dürfte. Indessen scheint das Gastrulastadium, der Beschreibung zufolge, mehr durch einen Umwachsungsprocess zu Stande zu kommen, bei dem eine erhebliche Abflachung der

*) Da nach Kupffer die Eier der *Molgula simplex* Hancock ausgeworfen werden und sich ausserhalb des mütterlichen Körpers entwickeln sollen, wird man nicht ohne Vorbehalt beide gleich benannten Ascidienarten identificiren dürfen. Thut man das, so ergiebt sich die Annahme, dass die verschiedenen Individuen nicht an allen Orten sich in der gleichen Weise verhalten.

kugelähnlichen Gestalt nicht eintritt. Ganz unbekannt ist auch beiden Autoren die Bildungsart des Mesoderms geblieben. Kupffer erwähnt nur, dass der Keim nach vollzogener Gastrulation dreiblätterig erscheint. Da er aber die entodermale Anlage des Kiemendarmsackes „das dritte Keimblatt" nennt, liesse sich vielleicht schliessen, dass er der Ansicht ist, es bilde sich das Mesoderm früher aus als das Entoderm. In diesem

Fig. 194.



A und *B* = Zwei Entwickelungsstadien der *Molgula macrosiphonica*. (Nach Kupffer.)
C, *D*, *E* = Drei junge *Anurella*, die eben den Follikel gesprengt haben, in amöboiden Bewegungen kriechend. (Nach Lacaze-Duthiers.) $^{175}/_{1}$.
cm = Aeusserer Cellulosemantel; *ec* = Hautepithel; *en* = Entoderm; *f* = Follikel; *hf* = Haftfortsätze; *ig* = Ingestionsöffnung; *it* = Anlage der Intestinalschleife; *kd* = Kiemendarm; *ms* = Mesodermale (?) Zellgruppe; *n* = Dorsaler Nervenstrang; *tz* = Testazellen.

Fall könnte das der Gastrula vorhergehende Stadium kaum eine Blastula sein, sondern müsste vielleicht, so wie es auch Lacaze-Duthiers thut, als eine typische Morula gedeutet werden, deren innere Blastomeren zu Mesodermzellen werden.

Das dreiblätterige Stadium, das nach vollendeter Gastrulation entstanden ist, schildert Kupffer als ein sehr einfach gebautes. Das Ektoderm setzt sich aus einer durchaus einschichtigen Lage ganz gleichartiger

Zellen zusammen. Auch das Entoderm bildet ein einschichtiges Epithel grosser, abgestumpft pyramidaler Zellen, die ganz undurchsichtig sind, so dass der centrale Hohlraum, den der Entodermschlauch umschliesst, nur schwer zu sehen ist. Als Mesoderm muss eine compacte Ansammlung dunkler rundlicher „Körper" betrachtet werden, die neben dem Entodermsack liegt und ungefähr so gross ist wie dieser. Die Mesodermzellen sind etwa doppelt so gross wie die des Ektoderms, aber bedeutend kleiner als die Entodermelemente (Textfig. 194 *A*). Kupffer betrachtet diese Mesodermgruppe als eine den betreffenden *Molgula*-Formen eigenartige Bildung, als „eine besondere Anlage, von der im Ei der bisher beobachteten Ascidien kein Analogon beschrieben ist."

Der wichtigste Gegensatz zu den entsprechenden Embryonalstadien der anderen Ascidien besteht darin, dass die reiche histologische Differenzirung, die alle drei Blätter sonst zeigen, bei *Molgula* fehlen soll. Auf diesem Stadium müsste sich die Chordaanlage bereits aus dem Entodermverband gelöst haben; aber weder Kupffer noch Lacaze sahen in der Leibeshöhle eine besondere Zellgruppe, die sich mit der Chorda hätte vergleichen lassen können. Ebenso wird ein Homologen der beiden seitlichen Muskelbänder vermisst, die die Chorda begleiten und in den Schwanzabschnitt eintreten. Bei der kugelähnlichen Gestalt des *Molgula*-Keimes fehlt überhaupt jede äussere Andeutung eines besonderen Schwanztheiles, und so stellte sich das Ergebniss jener älteren Untersuchungen kurz dahin, dass in der Embryonalentwickelung gewisser Molguliden vom Larvenschwanz und allen seinen Organen keine Spur mehr zu erweisen sei.

Ein Zweifel, ob diese durchaus negativen Befunde wirklich zutreffend sind, hätte meines Erachtens schon bei einer raschen Durchsicht der Kupffer'schen Abbildungen auftauchen müssen. Der oben erwähnte Haufen kugeliger Mesodermzellen, die Kupffer als „Reservekugeln" bezeichnet, zeigt eine unverkennbare Aehnlichkeit mit der Zellmasse, die bei anderen Ascidien aus den rückgebildeten Geweben des Larvenschwanzes entsteht, und so lag die Annahme nicht fern, dass das jüngste Stadium, das Kupffer beobachtet hatte (vgl. Textfig. 194 *A*), in Wirklichkeit bereits ein ziemlich altes war, und dass alle früheren Vorgänge, die sich mit der Bildung der geschwänzten Larve vergleichen lassen, überhaupt unbekannt geblieben sind. Kupffer hat zwar selbst derartige Bedenken gehegt, trotzdem aber war er nicht im Stande, die in Wirklichkeit vorhandenen früheren Entwickelungsstadien zu erkennen. Bei der Knospung der Ascidien fehlen thatsächlich alle diese ersten, in der Embryonalentwickelung so stark hervortretenden Processe vollständig; bei der directen Entwickelung der Molguliden sind sie aber durchaus nicht so vollkommen geschwunden, wie früher angenommen wurde.

II.

Es ist das Verdienst von Damas (1902), den Beweis erbracht zu haben, dass die in der Embryonalentwickelung der *Anurella* auftretenden Stadien durchaus mit den jungen Embryonen übereinstimmen, die eine Schwanzanlage mit noch unausgebildeter Chorda und Musculatur aufweisen. In der folgenden Darstellung werde ich mich vorzugsweise an die Beschreibung von Damas halten. Den Furchungsprocess hat auch Damas nicht beobachtet; er nimmt aber an, dass die Segmentation eine totale ist und, wie bei den meisten Ascidien, durchweg bilateral-symmetrisch gebaute Stadien entstehen lässt. Das Resultat der Furchung ist ein kugelähnlicher, solider Zellhaufen, in dem zwei verschiedene Elemente unterscheidbar sind: eine periphere, über $^2/_3$ der Kugeloberfläche einnehmende Schicht heller, mit grossen Kernen ausgestatteter Zellen, und die die Höhlung ausfüllenden grossen, dotterähnlichen Elemente.

a. Die Gastrulation erfolgt in einer ganz ähnlichen Weise wie bei *Clavelina*, gleichzeitig durch Epibolie und Embolie. Während die dotterreichen Zellen eine deutlich einschichtige Anordnung gewinnen und zum inneren, eine kleine Urdarmhöhle umgebenden Entoderm sich einstülpen, wächst das Ektoderm auf der dorsalen Seite allmählich über das Entoderm hinweg, so dass der ursprünglich ausserordentlich weite Blastoporus immer mehr sich verengt. Während ferner im vorderen Gastrulaabschnitt das Ektoderm zunächst ganz oberflächlich liegen bleibt, stülpt es sich hinter dem Blastoporus und seitlich von diesem bereits in die Tiefe. Noch auf dem Gastrulastadium, wenn der Blastoporus deutlich erkennbar ist, sind die Zellen in jedem der beiden Keimblätter nicht mehr ganz gleichartig, sondern bereits in einer solchen Weise differenzirt oder abgegrenzt, dass sie sich als Mutterzellen verschiedener Organe nachweisen lassen. Der grösste Theil der Ektodermzellen wird bei der Bildung des Hautepithels aufgebraucht; es sind das alle ventral und seitlich gelegenen Elemente, die sehr häufig in Theilung begriffen erscheinen. Auf der Dorsalseite differenziren sich die Ektodermzellen in zwei verschiedenen Weisen. Am Hinterende und an den Seiten des Blastoporus, wo sich, wie oben erwähnt, das Ektoderm in die Tiefe einsenkte, trifft man helle, dotterarme Zellen mit grossen ruhenden Kernen, während in der Medianebene vor dem Urmund ein schmaler Streifen von vorn nach hinten zu wächst. Diese medianen Zellen halten in ihrem Aussehen ungefähr die Mitte zwischen denen des äusseren und inneren Keimblattes, wie sie ja auch in der That räumlich den Uebergang beider Keimblätter ineinander an der vorderen Urmundlippe herstellen (Textfig. 195 *A* und *B*). Aus diesen beiden Arten Ektodermzellen bildet sich das embryonale Nervensystem. Im Entoderm sind zwar alle Zellen in gleicher Weise mit Dotterelementen erfüllt, aber an der vorderen Blastoporuslippe, median erscheint doch eine Gruppe kleinerer Elemente, die weiterhin die Chordaanlage darstellen.

Die Urdarmhöhle ist nur mässig umfangreich und erstreckt sich von hinten dorsal nach vorn ventral.

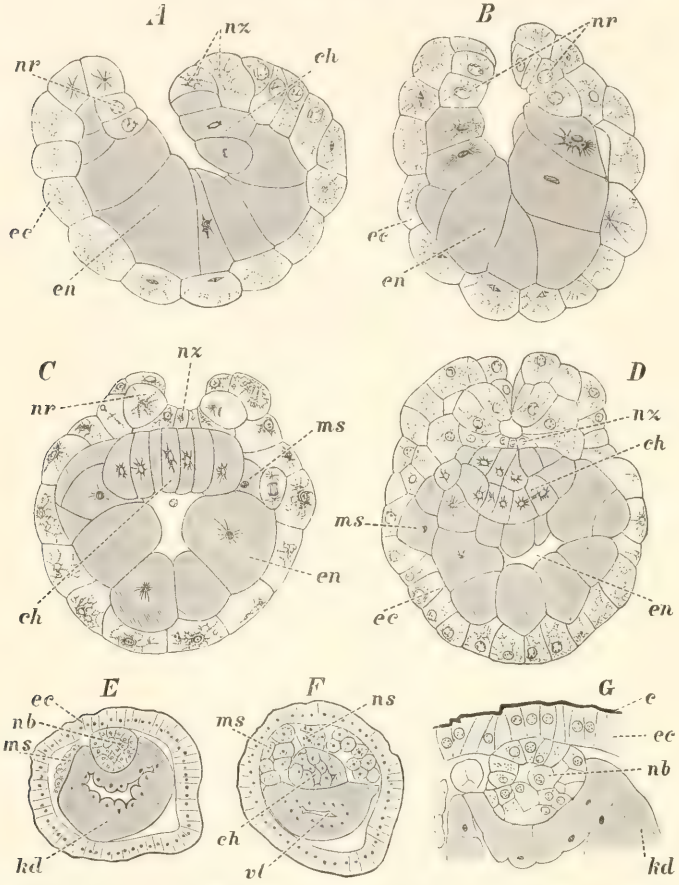
b. Wenn nach vollendeter Gastrulation der Blastoporus zu einer kleinen Oeffnung am dorsalen Hinterende des Keimes geworden ist, haben sich auch die Anlagen der Chorda und des Nervensystems weiter entwickelt, und überdies beginnt das Mesoderm sich zu sondern.

Besondere Eigenthümlichkeiten bietet die Entstehung des Neuralrohres. Im Gegensatz zu andern Ascidien sahen wir bei *Anurella* die später das Nervenrohr bildenden Zellen sehr frühzeitig gesondert, wenn noch der Blastoporus weit offen ist, und es communiciren daher durch diesen letzteren die Urdarmhöhle und das Lumen des späteren Neuralrohrs. Die Nervenanlage stellte schon während der Gastrulation einen den Blastoporus umgebenden Zellkranz dar, der hinten und an den Seiten sich tief einsenkte, vorn aber noch ziemlich oberflächlich lag (Textfigur 195 *A* und *B*). Die oben erwähnte Verschiedenheit der hinten und seitlich gelegenen Zellen gegenüber den vorderen medianen bleibt auch später noch bestehen, wenn bei weit vorgeschrittener Verengerung des Blastoporus die ringförmige Nervenanlage sich ventral geschlossen hat und zu einer typischen Nervenrinne geworden ist. Von vorn an bis ziemlich weit nach hinten finden sich im medianen Rinnenboden beträchtlich kleinere Zellen als seitlich (Textfig. 195 *C* und *D*), und dieser Medianstreifen soll nach Damas ganz und gar aus jenen medianen Ektodermzellen hervorgehen, die die vordere Blastoporuslippe bedeckten (*nz* in Textfig. 195 *A*). Auch wenn die Nervenrinne zum Rohr geworden ist, indem die seitlichen Rinnenränder, die sog. Medullarwülste, von vorn nach hinten zu sich aneinanderschliessen und verwachsen, ist dieser kleinzellige Mittelstreifen noch nachweisbar. So gelangt Damas zu dem Schluss, dass das durchaus einheitlich erscheinende Nervenrohr aus drei ursprünglich getrennten Theilen sich zusammensetzt: aus zwei seitlichen Nervenzellstreifen und einem medianen. Die medianen Zellen nennt er „cellules commissurales" und vergleicht sie „der Commissuralpartie der Vertebraten", die die beiden Medullarwulsttheile zur Verbindung bringen soll.

Während des Gastrulationsprocesses liegt das Entoderm an allen Stellen dem äusseren Blatt dicht an, so dass nirgends ein bemerkenswerther Lückenraum einer primären Leibeshöhle auftritt. Das entspricht durchaus dem Fehlen der Furchungshöhle auf früheren Stadien. Die Urdarmhöhle, die bei beginnender Invagination des Entoderms entstand, bleibt auf allen folgenden Stadien deutlich nachweisbar und öffnet sich lange Zeit am hinteren Ende durch den Blastoporus in die Neuralrinne und vermittelst dieser nach aussen. Genau so wie bei den meisten anderen Ascidien betheiligt sich auch in *Anurella*-Embryonen die Chordaanlage an der Begrenzung des Archenterons. Wenn der Blastoporus resp. der Neurointestinalcanal am Hinterende noch als ein feiner Schlitz besteht, sollen im Vordertheil des Embryos die Chordazellen zum grossen Theil direct der Urdarmhöhle aufliegen (Textfig. 195 *C*), während weiter

hinten, aber ebenfalls noch vor dem Blastoporus, das Dorsaldach des Archenterons bereits von einer besonderen Lage von Entodermzellen gebildet wird (Textfig. 195 *D*). Ich habe sonst immer gefunden, dass die

Fig. 195.



A = Medianer Längsschnitt durch eine Gastrula von *Anurella Bleizi*. $^{280}/_{1}$. *B* = Querschnitt durch ein gleichalteriges Stadium. $^{280}/_{1}$. *C* = Querschnitt durch den Vorderabschnitt eines etwas älteren Embryos. $^{280}/_{1}$. *D* = Etwas schräg geführter Querschnitt durch ein ähnliches Stadium. Der Schnitt stammt aus der hinteren Körperhälfte. $^{280}/_{1}$. *E* und *F* = Zwei Querschnitte durch einen älteren Embryo nach Verschluss des Neuroporus. $^{160}/_{1}$. *G* = Schnitt durch die Neuralblase eines gleichalterigen Embryos. $^{280}/_{1}$. (Alle Abbildungen nach Damas.)

c = Cellulosemantelschicht; *ch* = Chorda; *ec* = Ektoderm; *en* = Entoderm; *kd* = Kiemendarm; *ms* = Mesoderm; *nb* = Neuralblase; *nr* = Die die Medullarwülste resp. Seitenwände der Neuralrinne bildenden Zellen; *ns* = Nervenzellstrang; *nz* = Nervenzellen des Medianstreifens; *vt* = Verdauungstractus.

Bildung einer eigenen dorsalen Darmwandung und das Ausscheiden der Chorda von der Begrenzung des Archenterons vorn beginnt und nach hinten zu fortschreitet. Hat die Darmhöhle nach dem Verschluss des

Blastoporus an allen Stellen ihre eigenen, besonderen Wandungen erhalten, so lassen sich im Entoderm zwei Abschnitte unterscheiden: ein vor der Chorda gelegener, die „vésicule préchordale“ und ein hinterer, ventral von der Chorda verlaufender (Textfig. 195 *E, F*).

Gewisse Lageveränderungen, die die Chordaanlage erfährt, habe ich eben im Zusammenhang mit der Entodermbildung bereits erwähnen müssen. Während vorn die Chordazellen sich schon früh ziemlich scharf von den den Darm bildenden Entodermzellen abgrenzen (Textfig. 195 *A*), vermochte Damas im hinteren Embryonaltheil keine scharfe Trennung zu erkennen. Das ist durchaus nicht verwunderlich, da in histologischer Beziehung ein Unterschied zwischen beiden Zellarten nicht besteht, und alle Elemente in gleicher Weise sich mit Dotterkörperchen erfüllt zeigen. Im Vorderabschnitt des Embryos, vor dem Blastoporus, erscheint die Chordaanlage als eine ein- oder zweischichtige, mediane und unpaare Zellplatte, weiter nach hinten zu läuft sie in zwei durch den Blastoporus getrennte Stränge aus, einen rechts und einen links gelegenen. Die Umbildungen in diesem hinteren, paarigen Chordaabschnitt konnten nicht in allen Einzelheiten in einer völlig befriedigenden Weise verfolgt werden. Im Anschluss an Van Beneden glaubt Damas, dass die hier bei *Anurella* nur ganz vorübergehend im hinteren Embryonalabschnitt auftretenden Erscheinungen auf sehr alte und ursprüngliche Verhältnisse zurückweisen. Bei den Vorfahrenformen der Tunicaten hätte eine paarige Chorda bestanden, die sich aus zwei symmetrisch gelagerten Theilen zusammensetzte. Beide Hälften seien durch den Urmund getrennt gewesen, der sich jetzt in der Embryonalentwickelung fast überall sehr früh schliesst. Bei *Anurella* hätte sich das Homologon dieses alten phylogenetischen Vorfahrenstadiums in der ontogenetischen Entwickelung gerade deshalb besser und getreuer erhalten, weil diese gegenüber den anderen Ascidien verkürzt ist! Meines Erachtens ist eine derartige Schlussweise vollkommen verfehlt. Eine Vorfahrenform, die dem in Rede stehenden Embryonalstadium auch nur in den gröbsten wesentlichen Zügen des Baues geglichen hat, hat es nie gegeben. Was sollte einem solchen Thier ein paariges Chordaorgan neben der schlitzförmigen Urdarmöffnung bedeuten?

Die ersten Embryonalstadien aller Ascidien zeigen sich von dem gleichen Princip beherrscht, d. h. sie erweisen sich alle in einer bestimmten übereinstimmenden Weise cänogenetisch verändert, und zwar in der Art, dass die histologischen Veränderungen und die Organe, die bei den Vorfahrenformen erst bei einer viel späteren, complicirter gebauten Endform auftraten, jetzt in der Ontogenie bereits auf einem viel früheren Stadium in Erscheinung treten. Dass eine Vorfahrenform der Tunicaten gelebt haben könnte, die in ihrem Schichtenbau den Formwerth einer Gastrula besass, sich aus einer verhältnissmässig geringen Zahl Zellen zusammensetzte, aber trotzdem, wie gegenwärtig alle Embryonen, bereits eine Nervenplatte und ein chordaähnliches Stützorgan führte, erscheint

mir völlig ausgeschlossen. Erst auf einem späteren zellenreicheren Stadium haben sich diese Organe phylogenetisch zu bilden und zu differenziren begonnen, und wenn sie jetzt schon bei beginnender Gastrulation als mehr oder minder deutlich abgegrenzte Theile der beiden primären Keimblätter sich zeigen, beruht das auf einem ganz ausgeprägt cänogenetischen Vorgang, auf einer Verschiebung ursprünglich späterer Processe in ein früheres Embryonalstadium. Daraus ergiebt sich für mich der Schluss, dass Van Beneden's und Damas' Anschauung unhaltbar ist, und dass das frühzeitige paarige Auftreten von Chordazellen zu beiden Seiten des Urmunds nicht gestattet, anzunehmen, dass ursprünglich einmal zwei symmetrisch und paarig gelagerte Chordagebilde vorhanden gewesen wären, zwischen denen die Darmhöhle nach aussen durchbrach.

Endlich beginnt auch, nachdem die Gastrula sich gebildet hat, das Mesoderm aufzutreten. Damas fand bei *Anurella* die Mesodermbildung genau so, wie ich sie seinerzeit (1884) im Rumpfabschnitt der *Clavelina* beobachtet hatte. Links und rechts lösen sich, namentlich mehr dorsal zu, einzelne Zellen aus dem Epithelverband des inneren Blattes und stellen, nachdem sie in die primäre Leibeshöhle ausgetreten sind, die Mutterzellen des Mesenchyms dar (Textfig. 195 *C*, *D*). Bemerkenswerth scheint mir die Beobachtung, dass diese auswandernden Zellen ursprünglich vollkommen im Entodermepithel eingefügt waren und mit ihren inneren, allerdings zugespitzten Enden an der Begrenzung des Archenterons sich betheiligten. Dasselbe hatte ich für *Clavelina* beschrieben, während Davidoff mir gegenüber bestimmt behauptete, dass nur solche Zellen zum Mesoderm werden, die nicht durch die ganze Dicke des Epithels hindurchreichen, sondern die nur im äusseren Theil des Entoderms stecken und dort auch durch Theilung von anderen Entodermzellen aus entstanden sind (vgl. p. 747).

Diese neuesten Beobachtungen von Damas zeigen also eine mir sehr erfreuliche Bestätigung meiner Angaben über den Ursprung des mittleren Blattes, und ich hätte lieber gewünscht, dass der Verfasser auf diese Uebereinstimmung hingewiesen hätte, statt den Versuch zu unternehmen, seine Befunde mit den völlig abweichenden und durchaus irrthümlichen Angaben Van Beneden's und Julin's (vgl. oben, p. 746) in Uebereinstimmung zu setzen. Das von diesen Forschern beschriebene Auftreten paariger Cölomdivertikel hält Damas für den ursprünglichen und palingenetischen Vorgang der Mesodermbildung bei den Ascidien. Bei *Anurella* sei dieser Process cänogenetisch verändert, weil der Beginn der Bildung des mittleren Blattes in ein früheres Stadium zurückverlegt erscheine, wenn die Entodermzellen noch so gross und dotterreich sind, dass für eine Faltenbildung des Epithels kein Raum vorhanden ist. Daher würden die Divertikel durch einzelne grosse Zellen vertreten. Die Frage, ob eine derartige cänogenetische Veränderung in der Ontogenie der Ascidien eingetreten ist, hatte ich mir natürlich schon längst selbst vorgelegt, und man weiss, dass ganz ähnliche Auffassungen auch über

die Mesodermbildungen in anderen Thierstämmen geäussert und mehrfach erörtert wurden. Bei Damas aber erscheint es geradezu als ein Widerspruch, wenn er bei *Anurella* einerseits gewisse Eigenthümlichkeiten, die die z. Th. noch im Entodermverband steckende Chordaanlage betreffen, auf sehr alte und ursprüngliche phylogenetische Vorgänge zurückbezieht, andererseits in der Mesodermbildung keinen palingenetischen Zug mehr findet und doch für beide entgegengesetzten Erscheinungen die gleiche Erklärung darin sucht, dass die *Anurella*-Entwickelung stärker abgekürzt ist als die der andern Ascidien. Man wird zwar wohl verstehen können, dass eine weitere Verkürzung der Embryonalentwickelung die bis dahin noch vorhandenen palingenetischen Stadien stärker cänogenetisch umwandelt, nicht aber ohne Weiteres zugeben dürfen, dass dann wieder ursprüngliche palingenetische Vorgänge, die bereits ganz verwischt waren, plötzlich auftreten. Wie man sich indessen zu solchen theoretischen Erörterungen auch stellen mag, so lehren doch die thatsächlichen Beobachtungen in einer völlig überzeugenden Weise, dass bei Molguliden ebensowenig wie bei den anderen Ascidien Cölomdivertikel auftreten, und dass daher auf keinem Stadium der Entwickelung paarige Enterocölräume vorhanden sind, die mit der Urdarmhöhle in Verbindung stehen.

c. Bis zu dem Stadium der vollendeten Gastrula und auch noch kurze Zeit später, wenn sich der Blastoporus bereits ganz geschlossen hat, stimmt der Embryo der *Anurella* mit den jugendlichen Embryonen aller anderen Ascidien, die eine geschwänzte Larve ausbilden, in hohem Masse überein. Weiterhin aber weichen die Entwickelungswege nach zwei Richtungen auseinander. Während bei der Ausbildung zur freischwimmenden, geschwänzten Larve ein zapfenförmiger Fortsatz hervorwächst, der in seinem Innern den grössten Theil der Chordaanlage aufnimmt, sowie die seitlichen Muskelbänder und die Fortsätze des Nervenrohres und des Entodermsackes, bleibt der *Anurella*-Keim nahezu kugelig und entbehrt eines Schwanzfortsatzes. Daher bleiben die Chordaanlage stets klein, das Nervenrohr kurz, und die Muskelplatten reduciren sich auf wenige Mesodermzellen, die zu den Seiten der Chorda liegen, aber niemals mehr contractile Fibrillen ausscheiden. So sehen diese Organe auf der Höhe ihrer Ausbildung im Embryo der *Anurella* aus, denn dann treten sie sofort in die Rückbildung ein.

Unter Mithilfe von mesodermalen Phagocytenzellen, wie es scheint, erfahren die Chordaanlage und die „Schwanzmuskelplatten" eine Auflösung, und es entsteht ein lockerer Haufen rundlicher Zellen, der den Kupfferschen „Reservekugeln" entsprechen dürfte. Eine weitere Bedeutung für den Aufbau des Larvenkörpers haben jene Zellen nicht, während Kupffer die Vermuthung aussprach, dass aus den Reservekugeln die Blutzellen, Herz mit Pericardium und Nierenbläschen hervorgehen.

Während und nach der Rückbildung dieser spärlichen provisorischen Organe und Gewebe läuft die Entwickelung der definitiven Organe weiter, und zwar im Grossen und Ganzen in derselben Weise, wie es dort ge-

schieht, wo typische Metamorphose vorkommt. Ich werde mich daher hier darauf beschränken können, die *Anurella*-Entwickelung nur so weit zu verfolgen, als sie gegenüber der oben ausführlich behandelten Metamorphose Eigenartiges darbietet.

Im Ektoderm beginnt die Ausscheidung des äusseren Cellulosemantels etwa zur Zeit, wenn die Chorda sich rückbildet, und wenn später der Follikel gesprengt wird, hat der Mantel immer schon eine bedeutende Dicke erreicht. Das fanden wir auch sehr häufig bei den Larven der Synascidien, aber nur selten, abgesehen von den Molguliden, unter den Monascidien. Sehr auffallend sind Papillenfortsätze, sog. Zotten oder Villositäten, zu denen sich das Ektodermepithel mit dem äusseren Cellulosemantel erhebt. Diese Gebilde entstehen auf frühen Stadien und erreichen gewöhnlich ihre höchste Entwickelung zur Zeit der Sprengung des Follikels; sie sind in der Regel so umfangreich, dass sie dem Embryo ein ganz charakteristisches Aussehen verleihen und die äussere Form häufig wesentlich bestimmen. Es scheint, dass solche mächtige Fortsätze allen oder vielleicht doch den meisten Molgulidenembryonen eigenthümlich sind, auch solchen, die sich weiterhin zu einer geschwänzten Larve ausbilden. In diesem letzteren Fall aber dürften die Erhebungen zumeist erst etwas später, in den Larven, zu ansehnlicher Grösse heranwachsen. Kupffer und Lacaze-Duthiers beobachteten häufig fünf Fortsätze, zwei seitliche Paare und einen medianen, der zumeist durch bedeutendere Länge auffällt. Kupffer fand sich durch diese regelmässige Stellung der Zotten „im höchsten Grade überrascht" und meinte, „eine Larve mit vier Extremitäten" vor sich zu haben. „Als nun andere Eier je einen langen Fortsatz aufwiesen, schien zu den vier Extremitäten der Schwanz gegeben zu sein, und man wird es natürlich finden, dass ich mit einiger Zähigkeit nach Stützen für diese Deutung suchte. Indessen Weiteres ergab sich in diesem Sinne nicht. Es trat nirgends auch nur eine Spur eines Axengebildes auf, sämmtliche Fortsätze verharrten als hohle Epidermiszotten, der Mehrzahl der Embryonen fehlte der lange Fortsatz und, wo er auftrat, war seine Stellung am Körper keine regelmässige. Ich wies die lockende Versuchung ab, nach weiteren Parallelen mit höheren Kreisen auszuschauen." Bei *Anurella Bleizi* findet sich stets ein Fortsatz vorn median, andere liegen in variabler Zahl seitlich, mehr oder minder symmetrisch angeordnet. Wie schon Kupffer erkannt hat, schwinden diese Fortsätze später wieder, und die definitiven Haftapparate sind Neubildungen.

Der Bau dieser embryonalen Zotten ist ein sehr einfacher. Sie entstehen als hohle Fortsätze des Hautepithels und besitzen daher eine einschichtige Epithelwand, die sich aus ziemlich gleichartigen Zellen zusammensetzt. Da auf diesem Stadium bereits allenthalben das Ektodermepithel den Cellulosemantel ausscheidet und Mesenchymzellen als Mantelzellen hindurchtreten lässt, sind die Zotten von einer peripheren Mantelschicht allseitig bedeckt. Diese kann als ein ganz äusserlich und lose

der Larve aufsitzender Anhang lange Zeit bestehen, nachdem der ektodermale Zottenfortsatz sich rückgebildet und aus der Celluloseseheide zurückgezogen hat. Einen ganz ähnlichen Vorgang konnten wir beobachten, wenn der Ruderschwanz einer freischwimmenden Larve degenerirt (p. 839). Das Lumen der Zotten ist mit der hellen Blutflüssigkeit erfüllt und enthält keine Scheidewand, die zwei getrennte Blutbahnen in jeder Zotte schaffen könnte.

Die Beobachtung des lebenden Embryos ergab eine erhebliche Beweglichkeit dieser Zotten: sie sind, wie Kupffer hervorhebt, contractil und expansionsfähig. „Man sieht sie langsam sich der Länge und Breite nach dehnen, sich partiell einschnüren und vor oder hinter der Einschnürung sich aufblähen. Wenn bereits freie Zellen in der Leibeshöhle aufgetreten sind, gelangen diese in den Zottenraum, werden hin und her bewegt, und so wird auch die Flüssigkeit der Leibeshöhle in langsame Fluctuation versetzt." Kupffer glaubt, dass diese Contractionen durch die Ektodermzellen der Leibeswand veranlasst werden, und dass die Epidermiszellen sich dabei selbstständig strecken und contrahiren. Es scheint mir aber unmöglich, dass so complicirte Bewegungen eines Organs lediglich durch die allgemeine Contractilität der plasmatischen Zellkörper entstehen könnten, und ich nehme als nothwendig an, dass besondere Muskelzellen vorhanden sein müssen, die aber noch nicht beobachtet wurden. Am wahrscheinlichsten ist es mir, dass feine mesodermale Muskelfaserzellen der Innenseite der Epithelwand dicht anliegen; nicht unmöglich ist es freilich auch, dass die Epithelzellen an ihrer Basis contractile Fibrillen ausgeschieden haben.

Nach allen diesen Befunden wird man die wichtigste physiologische Bedeutung dieser mächtigen Zottenbildungen darin erblicken dürfen, dass die Organe wie wahre Mantelgefässe functioniren, und es mag sein, dass gerade hier, wie Damas meint, die respiratorische Bedeutung ganz besonders in den Vordergrund tritt. Damit würde es jedenfalls übereinstimmen, dass die Fortsätze dann erst zu schwinden beginnen, wenn die Kiemenspalten durchbrechen und eine andere Athmungsweise möglich wird. Uebrigens scheinen die Zotten auch bei den trägen Kriechbewegungen, die das Thier nach Sprengung des Follikels ausführt, eine wichtige Rolle zu spielen.

Die Weiterbildung des Nervenrohres der *Anurella* unterscheidet sich in erheblicher Weise von den Vorgängen, die bei der Entwickelung zur geschwänzten Larve auftreten. Der Vorderabschnitt des Neuralrohres erweitert sich unter fast gleichzeitig eintretender Verdickung namentlich der rechtsseitigen ventralen Wandung zur Neuralblase (vésicule cérébrale), und diese legt sich mit ihrem vordersten, in die Länge gestreckten Theil der inzwischen entstandenen ektodermalen Mundbucht an. Während sich in der geschwänzten Larve diese embryonale Neuralblase in die Sinnesblase und in die „Hypophysisanlage" gespalten hat, unterbleibt bei *Anurella* diese Theilung; es kommt nicht zur Ausbildung einer eigent-

lichen Sinnesblase, und daher fehlen auch die Sinnesorgane, Auge und Statolith (Textfig. 195 *E*, *G*). Die geschwänzte Molgulidenlarve entwickelte aber stets das statische Organ. Die Hypophysis, d. h. Flimmergrube und Flimmergrubencanal, soll nach Damas mindestens zum grossen Theil, wenn nicht, wie sich aus den Abbildungen zu ergeben scheint, ganz, durch eine zapfenförmige Ausstülpung der ektodermalen Wand der Mundbucht gebildet werden. Das Blindende dieser Ausstülpung verwächst mit der Neuralblase so innig, dass bald die Grenzen zwischen beiden Abschnitten nicht mehr erkennbar sind. Erst nachdem die Flimmergrube gebildet ist, verbindet sich die Mundbucht mit dem Kiemendarm. So wie sich aus den Lagebeziehungen der Organe in der ausgebildeten *Anurella* ergiebt, entsteht die Neuraldrüse von der Dorsalwand des Flimmergrubencanals aus, während das Ganglion aus der Ventralwand des Nervenrohres, dicht hinter dem vorderen Blasenabschnitt seinen Ursprung nimmt.

Auf die Neuralblase folgt der Mittelabschnitt des Nervenrohres, der allerdings weder nach vorn, noch nach hinten ganz scharf abgegrenzt ist. Dorsal von ihm bildet sich die Cloakeneinstülpung. Das Rumpfganglion, das sich in dieser entsprechenden Region bei geschwänzten Larven aus der Ventralwand des primären Nervenrohres entwickelt hat, fehlt bei *Anurella*. Wohl aber ist auch hier die Ventralwand verdickt und mehrschichtig; das excentrisch dorsalwärts verlagerte Röhrenlumen ist sehr fein.

Im hintersten Abschnitt, den Damas dem caudalen Nervenrohr der geschwänzten Larven vergleicht, findet sich nur ein solider Nervenzellstrang. Er liegt dorsal von der freilich nur kurzen Chordaanlage (Textfig. 195 *F*).

Vom Ektodermepithel bildet sich, und zwar dorsal vom Mittelabschnitt des Nervenrohrs, eine unpaare mediane Einstülpung: die Anlage der Cloake und der Peribranchialräume. Die Einfaltung erscheint anfangs und auch noch auf den ersten folgenden Stadien solid, da beide Faltenblätter dicht aneinander gepresst sind und erst später weiter auseinander weichen. Andere bemerkenswerthe Besonderheiten gegenüber der geschwänzten Larve dürften nicht vorhanden sein.

Am vordersten Körperende stülpt sich das Ektodermepithel zur Mundbucht ein, und in die Basis dieser bricht, wie schon oben angedeutet wurde, ein Fortsatz der Kiemendarmhöhle durch. Die Verbindung dieser beiden Theile des späteren Ingestionscanals erfolgt insofern in etwas eigenthümlicher Weise, als die kleine Mundbucht zunächst noch längere Zeit hinten blind geschlossen bleibt, während die vorderste Kiemendarmausstülpung bereits eine Perforation erhalten hat, in die die Mundbucht sich einsenkt. Der Durchbruch des Mundbuchtepithels tritt erst beträchtlich später ein, nachdem dieses die Flimmergrubenausstülpung gebildet hat.

Das Entodermbläschen, das nach Abschnürung der Chordaanlage aus dem Archenteron hervorging, wird im Wesentlichen zum

Kiemendarm. Nach Kupffer soll dieses Bläschen durch eine Querfurche in zwei an der Dorsalseite verbundene Abschnitte unvollkommen getrennt werden. Der vordere Theil bildet den Kiemendarm, der hintere die Darmschleife (Textfig. 194 *B*, p. 954). Nach Damas giebt es eine so deutliche Furche nicht, sondern der vordere Entodermabschnitt (vésicule préchordale) geht allmählich in den hinteren subchordalen Theil über. Während der vordere zum Kiemendarm wird, krümmt sich der hintere allmählich zum Verdauungstractus.

Bevor das junge Thier sich festsetzen kann, muss der Follikel, innerhalb dessen sich der Keim entwickelt hat, gesprengt werden. Die Sprengung des Follikels und das Herauskriechen der Larve wurde von Lacaze-Duthiers bei *Anurella roscovita* direct beobachtet. Hier besteht der Follikel aus verhältnissmässig grossen Zellen, und Lacaze nimmt an, dass er sich aus zwei concentrischen Zelllagen zusammensetzt. Meines Erachtens könnte die innere Schicht nur durch die Testazellen gebildet sein. Infolge amöboider Bewegungen gelingt es dem Embryo, an einer kleinen Stelle die Follikelhülle zu durchbrechen und hervorzukriechen. Während dieses Vorgangs streckt sich die Hülle, die Lacaze als „coque" bezeichnet, und verändert in auffallender Weise ihre Gestalt. Sobald aber die Larve sich befreit hat, erlangt die Hülle infolge der ihr eigenthümlichen Elasticität wiederum die alte Kugelgestalt. Solche leere Follikel bleiben längere Zeit unverändert am Boden der Zuchtgefässe liegen, bis sie allmählich zerfallen. Die befreite Jugendform darf als Larve bezeichnet werden. Sie besitzt bereits einen äusseren Cellulosemantel und führt, hauptsächlich mit Hilfe der oben beschriebenen Zotten, unter amöboiden Formveränderungen langsame Bewegungen aus, bis sie sich festheftet (vgl. Textfig. 194 *C*, *D*, *E*, p. 954).

III.

Ueberblicken wir die auf den vorhergehenden Seiten mitgetheilten Befunde über die Entwickelung der *Anurella*-Arten, so erhalten wir das bemerkenswerthe Ergebniss, dass dieser Entwickelungsmodus zwar viel Eigenartiges darbietet, sich aber doch nicht so fundamental von der normalen Metamorphose der übrigen Ascidien unterscheidet, wie früher allgemein angenommen wurde. Auf den ersten Blick musste allerdings der Gegensatz sehr auffallen, dass in dem einen Fall aus dem Follikel eine langgeschwänzte Larve hervorkommt, die ein axiales Stützorgan, epitheliale Schwanzmuskelbänder und ein dorsales Nervenrohr besitzt, in dem andern Fall dagegen eine Jugendform geboren wird, die fast keine Andeutung besonderer Larvenorgane mehr zeigt und weder eine Chorda, noch überhaupt einen Schwanzanhang aufweist. Es ist aber wohl etwas übertrieben, wenn Kupffer für *Anurella* behauptet: „Der Embryo erlangt noch innerhalb der Eihaut die sämmtlichen Charaktere des geschlechtsreifen Thieres." Der Hauptirrthum der älteren Autoren liegt aber darin, dass sie das

freilich rasch vorübergehende Auftreten provisorischer Organe und Organanlagen während der Embryonalentwickelung der *Anurella* nicht erkannt hatten und der Ansicht waren, der Entwickelungsgang sei ein vollkommen directer, und besondere Organe, „die sich später rückbildeten, treten im Inneren überhaupt nicht auf". Niemals sei ein „Rudiment weder der Chorda, noch des Schwanzes sichtbar" (Kupffer).

Die Beobachtungen von Damas haben erwiesen, dass auf frühen Embryonalstadien der *Anurella* die Anlagen für die larvalen Organe, die einer geschwänzten, freischwimmenden Jugendform zukommen müssen, vorhanden sind. Der Gegensatz in den beiden Entwickelungsarten beschränkt sich demnach darauf, dass bei gewissen Molguliden diese Anlagen sehr frühzeitig wieder eine Rückbildung erfahren, ohne sich zu functionirenden Organen ausgebildet zu haben, und die Folge ist, dass eine freischwimmende Larve dann überhaupt nicht mehr entstehen kann. Wenn der Embryo sich aus dem Follikel befreit, ist die Rückbildung der provisorischen Organanlagen bereits vollendet. Darnach erweist sich die *Anurella*-Entwickelung gegenüber der Ascidienmetamorphose nicht typisch und fundamental verschieden, sondern nur recht erheblich verkürzt, und zwar sind es mehrere Organe, deren Entwickelung auf einem kürzeren, directeren Wege erfolgt. Dieses nur rudimentäre Auftreten bestimmter inneren Organe hat andererseits wieder eine sehr bemerkenswerthe Veränderung der äusseren Körperform zur Folge. Wenn die Chorda, Schwanzmusculatur, caudales Nervensystem und caudaler Entodermstrang nicht zur Ausbildung gelangen, hätte das Auftreten eines besonderen äusseren Schwanzanhanges keinerlei Bedeutung. Daher bleibt auch der *Anurella*-Embryo allseitig abgerundet, fast kugelähnlich, ohne jemals deutlich birnförmig zu werden und einen Schwanzabschnitt zur Sonderung zu bringen. Es ist selbstverständlich, dass dieser Unterschied der Gestalt allen Beobachtern sofort als ganz besonders auffallend entgegengetreten ist. Ganz allmählich geht die kugelähnliche Embryonalform in die auch äusserlich sofort als bilateral kenntliche Körperform der jungen Ascidie über. Es erweist sich also auch die Entwickelung der äusseren Körperform bei *Anurella* auffallend verkürzt, denn das in zwei verschiedene Abschnitte scharf gesonderte Stadium wird übersprungen.

Eine Vergleichung der Bildung des Nervensystems bei *Anurella* und den übrigen Ascidien führt zu dem gleichen Ergebniss und lehrt, dass die meisten larvalen Theile des nervösen Apparates dort nicht mehr auftreten. Es unterbleibt bei *Anurella* nicht nur die Bildung beider Sinnesorgane, des Auges und des statischen Organs, sondern auch die einer besonderen Sinnesblase. Nach meinen oben (p. 792 fg.) mitgetheilten Befunden über die Entwickelung der Flimmergrube und des Flimmergrubencanals bei *Clavelina* kann ich den vorderen, erweiterten Abschnitt des primären Nervenrohres, die Neuralblase, nicht ohne Weiteres der Sinnesblase gleichsetzen, sondern diese letztere entspricht nur einem Theil der ersteren, der sich eigenartig differenzirt hat. Eine solche Sonderung

in zwei Abschnitte scheint bei *Anurella* zu fehlen, wenn Damas' Angaben über die Entstehung der „Hypophysis" zutreffend sind. Das nervöse Centralorgan der geschwänzten Larven ist das sog. Rumpfganglion, das Ganglienzellen und Nervenfasern enthält, aber nur transitorische Bedeutung hat, da es nach der Festsetzung schwindet. Dem *Anurella*-Embryo fehlt dieses Organ, und an seiner Stelle findet sich nur eine Verdickung der Wand des primären Nervenrohres. Endlich ist auch der hinterste Abschnitt, der caudale Nervenstrang der geschwänzten Larven, beim *Anurella*-Embryo nur durch einen viel kürzeren Strang vertreten, und es ist mir noch zweifelhaft, ob in diesem hinteren Theil des primären Nervenrohres überhaupt weiterhin Rückbildungen eintreten, die mit der Auflösung des nervösen Caudalstrangs während der Metamorphose zu vergleichen sind. Damas erwähnt zwar, dass der grösste Theil des primären Nervenrohrs weiterhin der Auflösung verfalle, ist aber ausser Stande, mit Sicherheit anzugeben, welche Theile persistiren, welche degeneriren. Entsteht der Ganglienzellstrang auch hier, wie sonst überall, aus dem an das definitive Gehirn sich ansetzenden Abschnitt des primären Nervenrohres, so können meines Erachtens umfangreiche Rückbildungen nur im Bereiche der vorderen Neuralblase eintreten. Immerhin würde auch das zur Genüge beweisen, dass bei der Bildung des Nervensystems der *Anurella* nicht alle Theile, die embryonal auftreten, erhalten bleiben und in die definitiven nervösen Gewebe übergehen, sondern dass auch die Nervenanlage eine beschränkte Rückbildung erfährt.

So wie nach der Festsetzung der geschwänzten Ascidienlarve die Chorda endlich vollständig resorbirt wird, scheint das auch bei *Anurella* der Fall zu sein. Hier aber schwindet die Chordaanlage auf einem sehr frühen Stadium, bevor sie noch die charakteristische histologische Differenzirung und eine bedeutendere Länge erreicht hat. Wenn die Auflösung beginnt, haben die Chordazellen noch Aehnlichkeit mit den Entodermzellen. Es kommt nirgends zur Ausscheidung der homogenen elastischen Chordasubstanz und zu einer einreihigen Anordnung der Zellen oder zu einer epithelialen, einer Chordascheide ähnlichen Gruppirung, wie sie sonst häufig das Axialorgan der Molgulidenlarve auszeichnet. Infolge der sehr frühen Rückbildung ist die physiologische Bedeutung der Chorda nur eine äusserst geringe. Das Organ kommt als Stützapparat kaum in Betracht: es geht zu Grunde, bevor es dazu gelangt, in Thätigkeit zu treten.

Im Zusammenhang mit dieser geringen Entfaltung der Chordaanlage steht die äusserst geringe Ausbildung des Schwanzmesoderms. Rechts und links legen sich der Chorda einige Mesodermzellen dichter an, und diese sind es, die den mächtigen mesodermalen Muskelplatten der geschwänzten Larve homologisirt werden müssen. Im *Anurella*-Embryo werden diese Zellen resorbirt, ohne je zu wirklichen epithelähnlichen Platten sich angeordnet und zu contractilen Elementen sich differenzirt zu haben. Ihr Schicksal ist zwar das gleiche wie das der Muskelplatten

im Ruderschwanz, aber sie streben diesem Ende zu auf directem Wege, ohne erst zu eigenartig functionirenden Zellen zu werden; die Fibrillenbildung unterbleibt bei ihnen vollständig, ihre Entwickelung ist verkürzt.

Vollkommen zu fehlen scheint im *Anurella*-Embryo ein subchordaler Entodermzellstrang, der nur transitorische Bedeutung hat und später zerfällt. Das kurze unter der Chorda verlaufende Entodermrohr (Textfigur 195 *F*), das eine Fortsetzung des vorderen, den Kiemendarm bildenden Entodermsackes ist, wird zum Verdauungstractus und kann daher nicht dem larvalen Entodermstrang im Ruderschwanz gleichgesetzt werden, der neben der Darmanlage vorübergehend besteht.

Aus alledem ergiebt sich der Schluss, dass die larvale *Anurella*, die den Follikel sprengt und eine kurze Zeit frei umherkriecht, der freischwimmenden, geschwänzten Ascidienlarve morphologisch in keiner Weise gleichwerthig zu setzen ist, denn jene hat bereits alle provisorischen Larvenorgane, die diese in höchster Ausbildung aufweist, vollständig rückgebildet. In dieser Beziehung gleicht also das fragliche *Anurella*-Stadium einer jungen, bereits festsitzenden Ascidie, die die Metamorphose schon durchlaufen hat. Das hindert natürlich nicht, dass bei den festsitzenden Jugendformen zumeist schon mehrere Organe weiter und besser entwickelt sind als in der *Anurella*-Larve.

Die Embryonalentwickelung der *Anurella* kennzeichnet sich damit so klar, wie es nur möglich ist, gegenüber der typischen Metamorphose der Ascidien als ein stark verkürzter Vorgang, und die Veränderungen beziehen sich fast ausschliesslich nur auf provisorische Larvenorgane. Es mag sein, dass ein ähnlicher Entwickelungsprocess nicht nur bei solchen Ascidien vorkommt, die man unter dem Gattungsnamen *Anurella* vereinigen oder dem Genus *Molgula* zuzählen darf. Bis jetzt aber möchte es scheinen, dass nur in dieser einen Gruppe dieser eigenartige Entwickelungsprocess entstanden ist. Er steht nicht völlig unvermittelt und isolirt, sondern andere Molguliden weisen Uebergangsformen auf zur normalen metamorphotischen Entwickelung hin. Wenn auch die Uebergangsreihe keine ganz continuirliche und geschlossene ist, so erscheint sie doch immerhin lehrreich. Dass es Uebergangsformen giebt, hat bereits Giard betont, und er hat diesen dadurch eine ganz besondere Bedeutung geben wollen, dass er sie als neue Gattung *Lithonephria* zusammenfasste. Diese Gattung ist, wie oben (p. 951) schon bemerkt wurde, unter anderem dadurch ausgezeichnet, dass der Ruderschwanz ihrer Larven nicht mehr die volle Länge und Beweglichkeit erreicht, wie bei den andern durch Metamorphose sich entwickelnden Molguliden (*Gymnocystis*).

Aber nicht nur die Grösse des Schwanzanhanges erweist sich variabel, auch mehrere Larvenorgane können bei den verschiedenen Molguliden eine verschieden hohe Ausbildungsstufe erlangen. Bei den meisten, vielleicht bei allen Molgulidenlarven zeigt sich bereits die Sinnesblase weniger hoch entwickelt als in andern Ascidiengruppen, denn es fehlt das Auge, und das statische Organ besteht allein. Bei dem *Anurella*-Em-

bryo ist, wie wir sahen, die Verkürzung noch bedeutender, und auch der Statolith bleibt unausgebildet. Die Chorda entwickelt sich bei den verschiedenen Arten zu sehr verschiedener Länge, und auch individuelle Grössenschwankungen bei den Larven einer Species kommen vor. Allerdings ist die Reihe keine continuirliche, sondern bei *Anurella* erfolgt die Abnahme ziemlich unvermittelt und sprungweise, da selbst die geringste Chordalänge einer *Lithonephria*-Larve die im *Anurella*-Embryo bedeutend übertrifft. Auch die elastische homogene Chordasubstanz wird bei den Larven in etwas verschiedener Menge ausgeschieden; ob sie aber bei einer geschwänzten Larve, so wie bei *Anurella*, gar nicht mehr zur Sonderung gelangt, ist mir nicht bekannt. Endlich erweist sich auch die Schwanzmusculatur bei den verschiedenen Larvenarten verschieden ausgebildet. Zumeist findet sich um die ganze Muskelzellplatte eine continuirliche periphere Lage von quergestreiften Fibrillen ausgeschieden, so dass eine äussere und innere Fibrillenschicht zu unterscheiden ist. Bei manchen *Molgula*-Larven erlangt die Schwanzmusculatur nicht mehr diese Ausbildungsstufe, da die Mittelzellen der dreireihigen Muskelplatten wohl an der inneren, aber nicht mehr an der äusseren Seite Fibrillen bilden. Die äussere Fibrillenschicht ist also nicht mehr vollständig, sondern in der Mitte unterbrochen (Textfig. 173, p. 825). Obwohl diese Larven freischwimmend sich bewegen, zeigen sie doch bereits an, dass eine Rückbildung sich eingeleitet hat. Weitere Uebergangsglieder zu dem Verhalten bei *Anurella*-Embryonen, die wahre, deutlich functionirende Muskelplatten gar nicht mehr ausbilden, fehlen, und die Reihe zeigt auch hier wieder eine Lücke. Trotz alledem wird man nicht verkennen dürfen, dass die *Anurella*-Entwickelung nicht völlig fremd und isolirt der Metamorphose der Ascidien gegenüber steht, sondern dass zwischen beiden unzweifelhafte Beziehungen bestehen.

Wie haben wir uns nun diese Beziehungen zu denken, und wie mag wohl der phylogenetische Entwickelungsgang verlaufen sein, der zu solchen Verschiedenheiten in der ontogenetischen Ausbildung geführt hat?

Kupffer, der das Auftreten von larvalen, provisorischen Organen und Geweben im *Anurella*-Embryo nicht gekannt hat, betrachtet diese Entwickelungsart als eine normale, directe, wie sie sich in allen den Thiergruppen findet, wo keine Metamorphose vorkommt, und daraus ergiebt sich ihm, „dass hier eine continuirliche, progressive Entwickelung vorliegt, die als die typisch ursprüngliche der Ascidiengruppe innerhalb der Klasse der Tunicaten aufgefasst werden kann". Diese directe Entwickelung erfuhr später dadurch eine cänogenetische Veränderung, dass sich in die continuirliche Folge der Stadien ein freischwimmendes, geschwänztes Larvenstadium einschob. Dadurch wurde einerseits die Ascidienentwickelung zu einer typischen Metamorphose, denn nothwendigerweise mussten die neu aufgetretenen Larvenorgane, die der fertigen Ascidienform später überflüssig sind, wieder rückgebildet werden. Andererseits aber wurde die geschwänzte Larvenform zur Ausgangs- und Stamm-

form des gesammten Vertebratentypus: „An diese (die directe *Anurella*-Entwickelung) schliesst sich weiter die Entwickelungsweise derjenigen Ascidien, die mit geschwänzten Larven auftreten. Es beginnt dieselbe nach dem Typus der Molgula, darauf tritt die Complication ein, durch welche der Anschluss an den Stamm der Vertebraten erreicht wird. Aber diese Erweiterung des zu Grunde liegenden Planes, die in der Richtung einer höheren Ausbildung verlief, bricht auf einer bereits erreichten hohen Stufe plötzlich ab, um unter regressiver Metamorphose derjenigen Organe, durch deren Bildung der Entwickelungsgang der Molgula bereits überschritten war, wieder in diesen einzulenken und nun denselben bis zum Ende harmonisch beizubehalten."

Ich glaube nicht, dass der Gedanke, der diesen Worten zu Grunde liegt, richtig ist: vielmehr bin ich mit vielen anderen der Ansicht, dass es wahrscheinlicher ist, dass die phylogenetische Entwickelung den umgekehrten Weg einhielt, und dass die *Anurella*-Entwickelung nicht den ursprünglichen Entwickelungsprocess der Ascidien darstellt, sondern cänogenetisch völlig verändert und namentlich verkürzt worden ist. Wenn Kupffer die Metamorphose der Ascidien von der directeren *Anurella*-Entwickelung abzuleiten versucht, so beruht das zum guten Theil auf einer unzutreffenden Beurtheilung des mesodermalen Zellhaufens, der „Reservekugeln". Da er die Rückbildungserscheinungen im *Anurella*-Embryo nicht bemerkte, hielt er die „Reservekugeln" für eine embryonale Mesodermzellgruppe, die sehr frühzeitig sich sondert, später zum Theil vielleicht bestimmte definitive Organe bildet, in ihrer Hauptmasse aber als Nährmaterial verflüssigt und consumirt wird. Das ist die gleiche Bedeutung, die dem rückgebildeten Ruderschwanz der freischwimmenden Larven zufällt, und daher konnte Kupffer zu der Auffassung gelangen, dass das Ruderorgan der Ascidienlarven phylogenetisch aus den „Reservekugeln" hervorgegangen sei, die sich schon in der ältesten primitiven und directen Embryonalentwickelung der Ascidien genau so, wie noch jetzt bei *Anurella* — vorgefunden hätten. „Legt man also den Entwickelungsgang der Molgula der Betrachtung zu Grunde und hält dagegen die Entwickelung der geschwänzten Larve, so schaltet sich die Bildung der Skeletaxe und der zugehörigen Theile bei der im Sinne progressiver Phylogenie höher stehenden Gruppe in den Entwickelungsgang der Molgula als Episode ein, zu deren Realisirung bereits beim Embryo der letzteren das Material in den Reservekugeln ausgebildet wäre."

Da aber die *Anurella*-Entwickelung keinen ursprünglichen Vorgang darstellt, muss man umgekehrt verfahren und muss, um die abgekürzte Entwickelung zu verstehen, von der Metamorphose mit einem geschwänzten Larvenstadium ausgehen. Die Bedingungen für das Eintreten cänogenetischer Verkürzungen werden meines Erachtens für die Eier besonders günstig sein, die sich innerhalb des Mutterthieres in der Peribranchialhöhle oder in anderen Bruträumen entwickeln. Ich habe schon oben (p. 832) darauf aufmerksam gemacht, dass dann gelegentlich die ge-

schwänzte Larve überhaupt nicht mehr frei wird, sondern die Metamorphose vollzieht sich häufig sogar innerhalb des Follikels, weil dieser nicht rechtzeitig gesprengt werden konnte. Die festsitzenden Larvenstadien findet man in diesen Fällen zumeist an den Kiemenwandungen befestigt (vgl. z. B. *Clavelina* in Fig. 7, Taf. XXVIII). Was bei *Clavelina* und manchen Synascidien nur ausnahmsweise eintritt, scheint bei gewissen *Molgula* die Regel zu sein. Wenigstens berichtet Damas, dass der Larvenschwanz der im Inneren der *Molgula echinosiphonica* sich entwickelnden Embryonen kaum jemals in Function treten dürfte, da er in Rückbildung eintritt, bevor noch die Larve den elterlichen Cloakenraum verlassen hat (vgl. oben, p. 832 fg.). Eine weitere Verkürzung des Entwickelungsgangs würde dann zu ähnlichen Erscheinungen führen, wie wir sie bei manchen *Anurella* beobachten, die kein geschwänztes Larvenstadium mehr erzeugen, und die lebendige Jugendformen gebären (*A. Bleizi*, *A. roscovita*, *A. solenota*, *A. simplex*). Wenn daher bei anderen *Anurella* (*A. oculata*, *A. macrosiphonica* und *A. simplex* nach Kupffer) die Eier ausgeworfen werden und die ganze Entwickelung im freien Wasser erfolgt, so halte ich dieses letztere Verhalten für erst jüngst wieder neu erworben, obwohl es mit dem sehr alten und ursprünglichen vollkommen übereinstimmt, das sich bei den meisten Monascidien noch jetzt erhalten hat.

Unter diesem Gesichtspunkte erscheint uns die verkürzte *Anurella*-Entwickelung als eine phylogenetisch verhältnissmässig sehr neue Erwerbung und nicht mehr als ein uralter, ursprünglicher Vorgang. Sie lehrt uns, dass sehr umfangreiche, weitgehende cänogenetische Veränderungen in der ontogenetischen Entwickelung sich in einem relativ kurzen Zeitraum innerhalb einer Gattung, bei bestimmten Species derselben, vollziehen können.

Die letzten, oben (p. 970) citirten Worte Kupffer's haben zwar eine verschiedene Interpretation erfahren und sind vielleicht in der That auch nicht ganz eindeutig, ich glaube aber doch, dass sie einen Standpunkt kennzeichnen, der bei der Beurtheilung verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen verschiedenen Thiergruppen zu wichtigen Ergebnissen führen könnte. Ich möchte aber gleich hervorheben, dass die Entstehung des Vertebratenstammes auf dem von Kupffer angenommenen Wege meines Erachtens nicht erfolgt sein kann. In die Erörterung der alten Streitfrage nach den Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Tunicaten und Vertebraten soll hier überhaupt nicht eingetreten werden, und nur das Principielle jener Auffassung möchte ich mit einigen Worten näher beleuchten. Nach Kupffer hat sich der Vertebratenstamm aus den Tunicaten entwickelt, aber nicht dadurch, dass eine ascidienähnliche Endform in besonderer Weise phylogenetisch sich weiterbildete, sondern dadurch, dass in der Ontogenie der Ascidien eine cänogenetische Veränderung auftrat, und dass die directe Entwickelung zur Metamorphose wurde. Dass Kupffer, wie oben bemerkt wurde, die Entstehung der

Metamorphose bei den Ascidien unzutreffend beurtheilt hat, kommt hierbei nicht weiter in Betracht. Diese im Verlaufe der Entwickelung neu auftretende Larvenform wurde nun zu einer wichtigen Stammform, aus der nach einer ganz neuen Richtung hin eine grosse Thiergruppe sich phylogenetisch entwickelte. Während die Glieder dieser letzteren rasch immer mehr sich vervollkommneten und schliesslich die höchste Ausbildungsstufe erreichten, die im ganzen organischen Reich überhaupt erlangt worden ist, schlugen die Species, die der alten ascidienähnlichen Stammgruppe ursprünglich angehörten, einen ganz andern Weg der phylogenetischen Weiterbildung ein, da sie von jenem Larvenstadium an stets der regressiven Metamorphose verfielen und die geschlechtsreife Form zum Bauplan der Tunicaten zurückkehrte.

Die Möglichkeit, dass eine neue Thiergruppe aus einer Larvenform und nicht immer aus der alten, geschlechtsreifen Form ihren phylogenetischen Ursprung nimmt, wird sich nicht bestreiten lassen. Im Hinblick auf die ausserordentlich formenreichen, zum Theil aberrant gestalteten Larventypen, die in allen grösseren Thierklassen auftreten, eröffnet sich damit ein geradezu unbegrenztes Feld für die Entstehung neuer und eigenartiger Thierformen. Es handelt sich hierbei nicht nur um das Auftreten geschlechtsreif gewordener Larven, sondern um eine gleichzeitig erfolgende wesentliche Umbildung bestimmter Larvencharaktere. Die geschlechtsreife Larve oder Jugendform (Neotenie) wird als solche stets leicht erkennbar sein, während die Verwandtschaftsbeziehungen der neuen Thiergruppe, die phylogenetisch von einer früheren Larvenform ihren Ausgangspunkt genommen hat, sich gewöhnlich nicht so deutlich erkennen lassen werden. Um mich aber dem Vorwurf der Inconsequenz nicht auszusetzen, wenn ich trotz dieser Auffassung an einer anderen Stelle dieses Werkes (p. 915 fg.) ausdrücklich die Anschauung zurückgewiesen habe, es seien die Appendicularien geschlechtsreif gewordene Ascidienlarven, möchte ich hier noch das Eine hinzufügen: Ich habe zwar oben nur die Auffassung bekämpft, die in den Appendicularien typische Beispiele für Neotenie erblickt, in ähnlicher Weise, wie etwa im Axolotl, aber meine Ansicht geht in der That auch dahin, dass die Appendiculariengruppe keinesfalls auf einem derartigen Wege, wie er eben auch für die Vertebraten als unmöglich bezeichnet wurde, von Ascidienlarven aus phylogenetisch entstanden sein kann. Dagegen spricht die grosse Reihe von Thatsachen, die uns erwiesen hat, dass die Appendicularien ursprüngliche, an der Wurzel des ganzen Tunicatentypus stehende Formen darstellen. Wer also versucht, die nähere Verwandtschaft zwischen Tunicaten und Vertebraten zu begründen, wird nicht von der geschwänzten Ascidienlarve oder am Ende gar von der verkürzten Entwickelung der *Anurella*, sondern von den Appendicularien auszugehen haben.

XV. Die Knospung.

Neben der geschlechtlichen Zeugung durch befruchtete Eier besitzen viele Ascidien die Fähigkeit, sich ungeschlechtlich durch Knospung fortzupflanzen. Da die durch Knospung entstandenen Thiere (Blastozooide) mit ihren Mutterthieren und miteinander dauernd in loserer oder engerer, aber stets leicht nachweisbarer Verbindung bleiben, und da überdies die Knospung häufig bei jugendlichen Individuen früh beginnt, ist es fast immer, selbst bei flüchtiger Untersuchung, leicht möglich, sofort zu entscheiden, ob eine Ascidie Knospen bildet oder nicht. Aus diesem Grunde erscheint es ausserordentlich bequem, das Vorhandensein oder Fehlen der ungeschlechtlichen Zeugung bei den Ascidien als ein oberstes Eintheilungsprincip zu verwerthen und darnach Monascidien und stockbildende Formen (Synascidien und Sociale) zu unterscheiden. Doch giebt es auch Ausnahmen, und diese sind darauf zurückzuführen, dass zuweilen zwei oder mehrere Individuen der sich lediglich geschlechtlich fortpflanzenden Monascidien mehr oder minder innig miteinander verwachsen.

Von diesem Gesichtspunkte aus habe ich bereits oben (p. 175 u. fg.) wahre Stöcke (Cormascidienstöcke) und Aggregationen unterschieden. Die ersteren entstehen durch Knospung von einem aus dem befruchteten Ei stammenden Individuum (Oozooid) aus, die letzteren durch nachträgliche Vereinigung mehrerer ursprünglich getrennten Oozooide.

Die einfachsten Aggregationen entstehen durch Vereinigung mehrerer Monascidien. Ich habe an dem oben angegebenen Orte eine Reihe Beispiele dafür angeführt, in denen es sich aber, wie es scheint, immer nur um ganz äusserliche Verwachsungen der äusseren Cellulosemäntel handeln dürfte, ohne dass innere Organe oder Höhlungen des Körpers miteinander in Verbindung treten. Das ist auch bei einigen anderen, von Sluiter (1887, 1895, 1898) beschriebenen Monascidienaggregationen der Fall. Die Einzelthiere des *Microcosmus coalitus* verwachsen mit ihren Seitentheilen des Cellulosemantels in so grosser Zahl, dass riesige, scheibenförmige Aggregationen entstehen, die im Durchmesser mehr als $^1/_2$ m lang sind.

Wenn es in diesem Falle ganz leicht war, nachzuweisen, dass es sich um nachträglich miteinander verwachsene Monascidien handelte, so bestand in anderen doch Unsicherheit. Als *Ascidia diplozoon* führt Sluiter (1887) eine Form an, die, soviel ich sehe, kaum eine andere Besonderheit darbietet, als dass zwei Thiere immer in einem gemeinschaftlichen äusseren Cellulosemantel stecken. Die beiden Individuen sollen durch eine dünne Scheidewand voneinander getrennt sein. Diese Scheidewand kann meines Erachtens nur die Fläche sein, an der die beiden Individuen miteinander verwachsen waren. Bei einer anderen Ascidie, *A. gemmata*, beschrieb Sluiter (1895) Stockbildung durch Knospung, während es sich meiner Meinung lediglich um eine sehr einfache

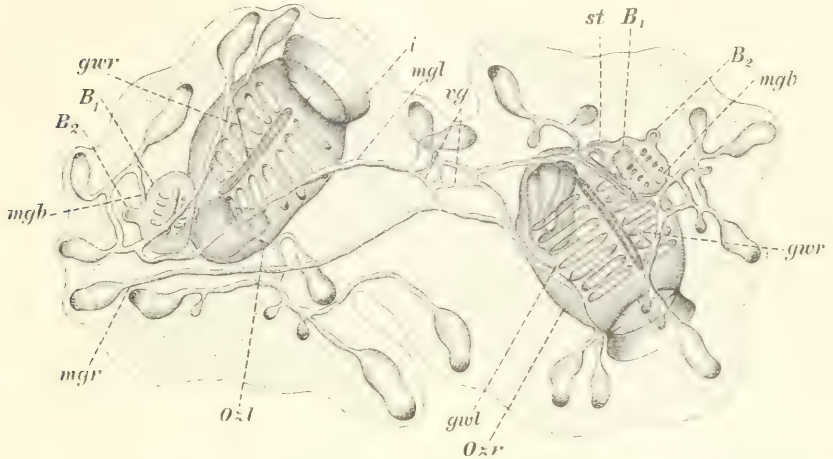
Aggregation handeln kann. Sluiter fand nämlich ein grösseres (38 mm langes) und ein kleineres (27 mm grosses) Thier zu einem Paar an der Basis fest verbunden. Er schliesst daraus auf eine Knospenfortpflanzung dieser Ascidie und verwerthet diesen Befund, um nachzuweisen, dass zwischen einfachen und zusammengesetzten Ascidien in der Fortpflanzungsweise kein durchgreifender Unterschied bestehe. Jedoch fehlt jeder Beweis dafür, dass das kleinere Thier in der That als Knospe des grossen entstanden ist, und es erklärt sich das Doppelexemplar daraus, dass eine Larve sich an den Mantel eines jungen Thieres festsetzte, und dass dann beide in normaler Weise sich weiter entwickelten, während die Testae sich vereinigten. Viel mehr noch erinnern die Aggregationen der *Styelopsis grossularia* (Taf. IX, Fig. 5), *Polycarpa nigricans* und mancher anderen hochnordischen oder oben (p. 176) erwähnten Monascidien an Synascidienstöcke, und zuweilen kann die Deutung in der That unsicher bleiben.

Wenn vielleicht auch, wie angedeutet wurde, bei den meisten Monascidienaggregationen keine weiteren Organe als die äusseren Cellulosemäntel verwachsen, so zeigen andererseits doch auch zumeist die wahren Synascidienstöcke keine innigere Verbindung der einzelnen Individuen als die lediglich durch den gemeinsamnn Mantel bedingte; es besteht daher in dieser Beziehung kein principieller Gegensatz zwischen einem Cormus und einer Aggregation. Im Gegentheil kann sogar diese letztere zuweilen zu einer so innigen Verwachsung der Individuen führen, wie sie im Cormus zumeist überhaupt nicht erreicht wird. Das geschieht dann, wenn die Mantelgefässe zweier oder mehrerer Oozooide miteinander verwachsen, so dass die Leibeshöhlen und Blutbahnen in Verbindung treten und ein steter Austausch der Blut-flüssigkeit und -zellen zwischen den verschiedenen Thieren ermöglicht wird (vgl. Textfig. 196). Während so auf der einen Seite gelegentlich in den Aggregationen wahre Concrescenz der Individuen eintreten kann, bewahren zuweilen andererseits in den echten Stöcken die einzelnen durch Knospung entstandenen Thiere eine sehr weitgehende Selbstständigkeit. Es hat zur Aufstellung der besonderen Gruppe der „Socialen Ascidien" Veranlassung gegeben, dass in manchen Cormen die Einzelthiere sich äusserlich fast ganz selbstständig erhalten und nur an ihrer Basis durch eine gemeinsame Cellulosemantelschicht verbunden sind. Freilich hat es sich dann gezeigt, dass die Individuen zumeist durch Gefässfortsätze miteinander communiciren; aber das ist nicht immer der Fall, und viele Thiere sind mit den anderen desselben Stockes nur durch einen stoloartigen Fortsatz des äusseren Mantels verbunden, also viel weniger innig, als es sehr oft in den Aggregationen der Fall ist.

Complicirter gestalten sich die Verhältnisse, wenn Concrescenz bei Synascidien eintritt. So wie Monascidienlarven (z. B. *Ciona*), können auch die der Synascidien in engster Nachbarschaft, oder auch die eine auf der andern sich festheften und zu Stöckchen auswachsen, die dann miteinander verschmelzen. Für manche Botrylliden hat das Pizon be-

obachtet, und Textfigur 196 zeigt, wie nicht nur die Vereinigung der beiden Cellulosemäntel sich bereits vollzogen hat, sondern auch die Mantelgefässe durch Anastomosen verbunden sind, so dass ein allen Thieren gemeinsames coloniales Mantelgefässsystem in Bildung begriffen erscheint. Darauf führt Pizon die längere Lebensdauer der durch Con-

Fig. 196.



Concrescenz von zwei bereits mit Knospen versehenen Oozooiden von *Botrylloides rubrum*. Von der Ventralseite gesehen. Am sechsten Tage nach der Festsetzung der Larven. (Nach Pizon.)

B_1 u. B_2 = Die erste und zweite Generation der Blastozooide; *gwl, gwr* = Linke und rechte Mantelgefässwurzel an den Oozooiden (nur ein Theil der zahlreicheren Gefässwurzeln ist sichtbar); *i* = Ingestionsöffnung; *mgb* = Mantelgefäss des ersten Blastozooids; *mgl, mgr* = Das Mantelgefäss des linken oder des rechten Oozooids, das nach der anderen Seite hinüberreicht und mit den Gefässen des Nachbarthieres verwächst; *Ozl, Ozr* = Linkes und rechtes Oozooid; *st* = Knospenstiel der ersten Blastozooide; *vg* = Verbindungsgefässe zwischen den Mantelgefässen der beiden Oozooide.

crescenz vereinigten Oozooide zurück. Während die isolirt lebenden Oozooide in der Regel am fünften Tage nach der Festsetzung sich rückbilden, beginnt die Degeneration da, wo Concrescenz eintrat, erst nach acht Tagen. In den durch Verwachsung entstandenen Colonien sollen überdies die Knospen weiter entwickelt sein, als an den isolirt lebenden Thieren. Salensky (1893) hat Concrescenz zweier *Distaplia*-Oozooide, resp. der aus ihnen entstandenen kleinen, jugendlichen Colonien beobachtet.

Wenn in den angeführten Beispielen zwei gleichalterige, eben festgesetzte Larven miteinander verwachsen waren, so giebt es zahlreiche andere Fälle, in denen eine Larve sich im oder am Mutterstock festsetzt und mit ihm verwächst (p. 175 u. 832).

Schon Gegenbaur (1862) hatte beobachtet, dass nicht alle geschwänzten, bereits mit Knospen versehenen Larven des *Diplosoma* ausschwärmen. Ein Theil bleibt im Stock zurück und fügt sich zwischen

die alten Blastozooide ein, um auf diese Weise zur Vergrösserung des Cormus beizutragen. Ebenso fand Pizon, dass Larven des *Botrylloides rubrum* in den Stöcken, in denen sie entstanden waren, sich festgeheftet und weitergebildet hatten; sie glichen 3—4 Tage alten in normaler Weise festsitzenden Oozooiden und trugen rechts eine kleine Knospe. Auch für *Distaplia* glaubt Uljanin (1884) ein Wachsthum der Stöcke durch Einfügung von Larven annehmen zu können, und die jungen Knospenanlagen in alten Cormen betrachtet er sogar sämmtlich als Knospen von solchen Larven und Embryonen, die diesen Stock nicht verlassen haben. In dem „Die Knospung der Distomidae" betitelten Abschnitt finden sich weiter unten nähere Angaben darüber. In allen diesen Fällen kann es oft ganz unmöglich werden, mit Sicherheit zu entscheiden, ob ein bestimmtes Individuum eines Stockes durch Knospung entstanden ist, oder ob es sich um ein Oozooid handelt, das sich zufällig an einem Cormus festgesetzt und hier weiter entwickelt hat (*Clavelina*). Die Grenzen zwischen Cormus und Aggregation lassen sich bei der Untersuchung der ausgebildeten Colonie nicht mehr mit Sicherheit feststellen.

Auch zwei ganz jugendliche Ascidienstöcke scheinen sich zuweilen, wie oben bereits beschrieben wurde, so innig vereinigen zu können, dass sie wie ein einheitlicher Cormus erscheinen (*Botryllus*). Vorausgesetzt ist allerdings, dass es Stöcke derselben Species sind.

Während die geschlechtliche Zeugung stets mit dem einzelligen Stadium des befruchteten Eies anhebt und die verschiedenen Formen, unter denen die Embryonalentwickelung der Ascidien verläuft, sich leicht als Modificationen eines und desselben Entwickelungstypus erweisen lassen, erscheinen die Knospenanlagen bei verschiedenen Ascidiengruppen in einer so verschiedenen Art und Weise, dass eine Zurückführung aller Knospungsformen auf einen gemeinsamen Typus unmöglich wird. Schon die ersten, zum Theil mehr als 30 Jahre zurückliegenden Untersuchungen über die Ascidienknospung von Metschnikoff, Ganin und besonders von Kowalewsky machten uns mit sehr mannigfachen und im Wesentlichen voneinander verschiedenen Knospungsarten bekannt. Die neueren Beobachtungen führten aber nicht zu dem auch von mir anfangs erwarteten Ergebniss, dass die älteren Beobachter Irrthümer begangen hätten, und dass in Wirklichkeit überall nur Modificationen desselben Grundtypus der Knospenbildung vorkämen. Im Gegentheil traten die wichtigen Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten der Knospung durch die jüngsten Untersuchungen immer schärfer hervor. Zwar hat Garstang (1895) noch vor wenigen Jahren versucht, die verschiedenen Formen, unter denen sich gegenwärtig die Knospung der Ascidien vollzieht, als Modificationen eines ursprünglichen Längstheilungsvorgangs am Embryo zu erweisen; indessen scheint es mir doch, dass den wesentlichen Unterschieden nicht genügend Rechnung getragen sein möchte, und ich halte es

Erklärung von Tafel XXXV.

Ascidien.

Fig.

1. *Cynthia cerebriformis* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^{3}/_{4}$.
2. *Cynthia formosa* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^{1}/_{1}$.
3. *Cynthia fissa* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^{1}/_{1}$.
4. *Rhabdocynthia complanata* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) Circ. $^{3}/_{4}$.
5. *Rhabdocynthia papietensis* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^{1}/_{1}$.
   A. Kleines Individium.
   B. Grosses Thier.
6. *Microcosmus spinosus* Lac. u. Del., von rechts gesehen. (Nach Lacaze.) Circ. $^{3}/_{4}$.
7. *Bathyoncus mirabilis* Herd., von links gesehen. (Nach Herdman.) $^{1}/_{1}$.
8. *Pelonaia corrugata* (*rugosa*) Good. und Forb. (Aus Bronn, nach Goodsir und Forbes.) $^{1}/_{1}$.
9. *Styela radicosa* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^{1}/_{1}$.
10. *Dendrodoa aggregata* Rathke (= *D. glandaria* M. L.), in seitlicher Ansicht. (Nach Mac-Leay). $^{1}/_{1}$.
11. *Polycarpa viridis* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^{1}/_{1}$.
12. *Polycarpa longisiphonica* Herd., von links gesehen. (Nach Herdman). $^{1}/_{1}$.

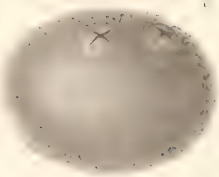
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.

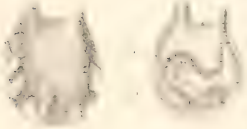
Erklärung von Tafel XXXVI.

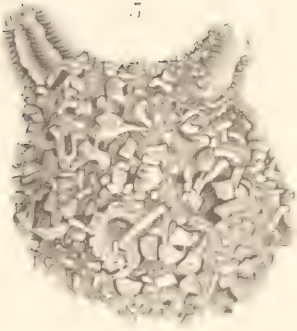
Ascidien.

Fig.

1. *Molgula nana* Kupffer, in seitlicher Ansicht. (Nach Kiaer.) $^1/_1$.
2. *Molgula impura* Hell. (Nach Heller.) $^1/_1$.
3. *Ascopera pedunculata* Herd., seitlich gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_2$.
4. *Caesira pellucida* Macd. (Nach Macdonald.) $^1/_1$.
   A. Vollständiges Thier, von links gesehen.
   B. Dasselbe nach Entfernung des Cellulosemantels.
   l = Leberlappen.
5. *Ctenicella appendiculata* Hell., von links gesehen. (Nach Heller.) $^1/_1$.
6. *Molgula Helleri* Drasche, von links gesehen. (Nach Heller.) $^1/_1$.
7. *Eugyra kerguelenensis* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
8. *Molgula (Anurella) roscovita* Lac., nach Entfernung des Cellulosemantels von rechts gesehen. (Nach Lacaze-Duthiers.)
   b = Nierensack.
9. *Pera crystallina* Möll., von rechts gesehen. (Nach N. Wagner.)
   B = Nierensack.
   V = Leber.







daher für sehr zweifelhaft, dass die Knospung nur einmal in der Ascidienclasse phylogenetisch aufgetreten ist.

Die wichtigsten Unterschiede der Knospungsarten hat, soweit es die damaligen Kenntnisse gestatteten, bereits Giard (1872) mit scharfem Blick erkannt. Er unterscheidet 4 Typen der Knospung. Erstens die stoloniale Knospung der *Clavelina* und *Perophora*, die dadurch gekennzeichnet ist, dass die neuen Thiere an und aus den verzweigten stoloartigen Fortsetzungen des hinteren Leibesendes entstehen. Zweitens die palleale, die bei den Botrylliden neben der stolonialen vorkommen sollte und durch die seitliche Lage der Knospen neben dem Kiemendarm leicht kenntlich ist. Drittens die ovariale (bourgeonnement ovarien) der Polycliniden, deren Details damals noch ganz ungenügend bekannt waren; und viertens endlich die pylorische (bourgeonnement pylorique) der Didemniden und Diplosomiden, bei denen zwei ursprünglich getrennte Knospen (Thoracal- und Abdominal-Knospe) entstehen und zur Bildung eines Thieres sich vereinigen. Korschelt und Heider haben diese 4 Typen beibehalten, nur haben sie die Knospung der Polycliniden als eine Fortpflanzung durch Quertheilung bezeichnet (1893), während ich selbst (1896) die einer Theilung ähnlichen Vorgänge von einer ursprünglichen stolonialen Knospung ableitete, oder doch wenigstens beide Fortpflanzungsarten als in hohem Maasse übereinstimmend darstellte. Denselben Gedanken vertheidigte Garstang (1895), indem er die Knospungsweisen der Polycliniden, der *Clavelina*, *Perophora* und auch der Distomiden als eine engere Gruppe zusammenfasst.

Garstang unterscheidet 3 Typen der Knospenbildung unter den Tunicaten:

I. Oesophago-atriale Knospung (Didemnidae, Diplosomidae), bei der das Knospenentoderm von zwei ganz verschiedenen Stellen, nämlich vom Oesophagus und von der Peribranchialwand des Mutterthieres aus entsteht. Die neueren Untersuchungen stellen diesen Knospungsprocess allerdings in einer wesentlich verschiedenen Weise dar, so dass die Definition Garstang's nicht mehr zutrifft.

II. Atrial-Knospung (Botryllidae, Polystyelidae), bei der das Entoderm von der mütterlichen Peribranchialwand aus sich bildet.

III. Pharyngeal-Knospung, bei der das Entoderm vom mütterlichen Kiemendarm, resp. von dem Epicard ausgeht. Nach der Beschaffenheit dieses Entodermfortsatzes werden weiterhin noch mehrere Untergruppen unterschieden:

1. Die Epicardialröhren des Mutterthieres sind paarig, nicht verbunden, aber nur eine Röhre bildet das Knospenentoderm (*Distaplia*-Larve).

2. Die beiden Epicardialröhren sind an den hinteren Enden auf einer längeren oder kürzeren Strecke zu einem unpaaren Epicardialsack vereinigt.

a) Die Trennung besteht nur im Bereich des Mutterthieres: in der Knospe findet sich ein einheitliches Entodermrohr (*Doliolum*);

b) Noch im Mutterthier hat sich die Vereinigung der beiden Epicardialröhren zum Epicardialsack vollzogen; vorn bestehen aber die beiden gesonderten Verbindungen mit dem Kiemendarm (*Claedina*, Distomidae, Polyclinidae, *Perophora?*).

3. Das Mutterthier entwickelt nur einen einzigen, unpaaren und medianen Epicardialschlauch als Fortsetzung des Endostyls (Pyrosomen, Salpen).

In der nachfolgenden Beschreibung werde ich die Knospungsvorgänge in vier Gruppen behandeln. Im ersten Abschnitt soll die stoloniale Knospung besprochen werden; es wird sich aber aus der Darstellung ergeben, dass die Thatsachen leider noch so wenig sicher erkannt sind, dass es immerhin als fraglich erscheinen muss, ob die Gruppe in dem gleichen Umfang, wie es hier geschehen ist, sich wird aufrecht erhalten lassen. An zweiter Stelle behandle ich die palleale Knospung der Botryllidae und Polystyelidae, die dadurch gekennzeichnet ist, dass das innere Knospenblatt aus dem Peribranchialepithel entspringt. In einer dritten Gruppe vereinige ich unter der Bezeichnung epicardiale Knospung zwei auf den ersten Anblick sehr verschieden erscheinende Knospungsweisen, die aber das Gemeinsame haben, dass das Epicard des Mutterthieres das innere Knospenblatt bildet. Für die stoloniale Knospung der Oozooide lässt sich das bis jetzt nicht sicher erweisen. Zur epicardialen Knospung zähle ich einmal die postabdominale Theilung der Polyclinidae, bei der das mütterliche Epicard in eine Anzahl Stücke zerfällt, die direct zum innern Blatt der Knospen werden, und zweitens die Knospung der Distomidae, wie sie besonders bei *Distaplia* beobachtet wurde, und die dadurch ausgezeichnet ist, dass vom Epicard winzige Theile sich abschnüren oder ausbuchten, um das Knospenentoderm darzustellen. Ich habe lediglich im Interesse einer übersichtlicheren Darstellung diese beiden Knospungsarten unter einem Namen zusammengefasst. Ebenso berechtigt wäre es gewesen, wenn ich die Bezeichnung epicardiale Knospung auf die Vorgänge bei den Distomidae beschränkt und die Theilung des Postabdomens der Polyclinidae in einem besonderen Abschnitt beschrieben hätte. In einem vierten Abschnitt endlich werden wir die Knospung der Didemnidae und Diplosomidae untersuchen, die als pylorische Knospung bezeichnet wurde; obwohl sich gegen diesen Namen mancherlei gewichtige Bedenken erheben lassen, habe ich ihn doch beibehalten. Die Art der ersten Knospung des Oozooids und der Modus der späteren Knospung der Blastozooide sind mehr oder minder verschieden, und es werden die Unterschiede eingehender besprochen werden müssen. In einem fünften Schlussabschnitt dieses Capitels gebe ich eine Vergleichung der beiden Fortpflanzungsarten der Ascidien, der Embryonalentwickelung und der Knospung.

1. Die stoloniale Knospung.

(Tafel XXXI, Fig. 1, 2, 7, 8; Tafel XXXII, Fig. 3).

Die Knospung der Clavelinidae und Perophoridae weist in mehrfacher Beziehung auf sehr alte und ursprüngliche Verhältnisse zurück. Die erste genauere Beschreibung dieser Knospungsvorgänge gab Kowalevsky für *Perophora Listeri* und später für *Clavelina lepadiformis* Seeliger (1882). Trotzdem die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Stolonen in neuester Zeit mehrfach, so z. B. durch Ritter (1896) und Lefevre (1898), eingehend untersucht wurde, ist doch noch immer eine sehr wichtige Frage unbeantwortet geblieben, nämlich die nach der ersten Bildung des Stockes selbst, oder nach dem Auftreten der ersten Knospe und des Stolos am Oozooid. In allen wesentlichen Punkten aufgedeckt ist die Art und Weise, wie an und aus dem Stolo die Knospen entstehen; unaufgeklärt aber ist die Herkunft des kurzweg als Entoderm bezeichneten Innenrohres oder der sog. Scheidewand des Stolos, und daher ist die Ableitung der drei Schichten der Knospe von den Organen und Geweben des Oozooids und des Embryos bisher nur unvollkommen geglückt.

a. Die Bildung des Stolo prolifer.

Der Stolo prolifer der durch stoloniale Knospung ausgezeichneten Ascidien zeigt überall den gleichen Bau. Er stellt ein ungefähr cylindrisches Gebilde dar, von dem in unregelmässigen Abständen Nebenäste entspringen, die selbst wieder verzweigt sein können. Bei *Perophora* liegt der ganze Stolo horizontal auf der Unterlage, und wenn der Stock sich an den Glaswänden des Aquariums festgesetzt hat, übersieht man mit einem Blick seinen ganzen Verlauf. Textfig. 197*A* (p. 983) zeigt das rasch auswachsende Endstück mit Knospenanlagen. Viel ungünstiger zur Beobachtung erwies sich mir *Clavelina*, weil der Stolo, der zuerst senkrecht nach hinten gerichtet ist und dann erst horizontal verläuft, sich an den in Aquarien festgehefteten Thieren niemals ausbildete und in den im Freien gesammelten Stöcken mit der Unterlage sehr fest verwachsen, zum Theil in diese eingedrungen war, so dass sein Verlauf sich nicht ganz leicht übersehen liess. Sehr häufig drangen die rasch vorwachsenden Enden des auch hier verzweigten Stolos in die Spalten und Ritzen der Pfähle ein, an denen die Clavelinen im Triester Hafen vorwiegend sassen. Im Pantano bei Messina steckten die Colonien im sandigen Boden.

Der Stolo baut sich aus drei Schichten auf, und überdies wird er vom äusseren Cellulosemantel umhüllt. Die Dicke der Cellulosemantelschicht variirt ausserordentlich, und zwar nicht nur bei verschiedenen Species und Individuen, sondern an verschiedenen Stellen desselben Stolos. Bei *Clavelina* wird der Mantel stellenweise sehr mächtig, so dass er die inneren Weichtheile an Dicke bedeutend übertreffen kann, bei *Perophora* habe ich ihn stets nur viel dünner angetroffen. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, dass die den Stolo umhüllende Mantel-

schicht von dem gleichen Organ des Mutterthieres aus entsteht und immer weiter sich vorschiebt, je mehr die Länge des Knospungsorgans zunimmt. Gleichzeitig aber wächst die Mantellage durch Neubildung des Gewebes im Bereiche des Stolos selbst, da, wie bereits oben (p. 785) als allgemein gültig bemerkt wurde, zeitlebens an allen Stellen, wo das ektodermale Hautepithel sich ausbreitet und Mesenchymzellen auswandern können, die cellulosehaltige Schicht entsteht. Diese Bedingungen sind fast allenthalben im Stolo vorhanden.

Unter dem Cellulosemantel liegt das ektodermale Hautepithel, das aus einer verschieden gestalteten, häufig schlauch- oder zapfenförmigen Fortsetzung der larvalen Leibeswand hervorgeht, die rasch an Grösse zunimmt und unter den oben erwähnten Verzweigungen weiter wächst. Ich habe dieses Stoloepithel immer nur einschichtig angetroffen. Bei *Clavelina* ist es stellenweise ziemlich dünn, an den Blindenden der Verzweigungen und da, wo die Knospen sich bilden, wird es aber ansehnlich dick. Hier findet man dann ein hohes Cylinderepithel, gelegentlich fast stäbchenförmige Zellen, sonst vorherrschend kleine cubische oder noch stärker abgeflachte Elemente. Bei *Perophora* wird das Epithel häufig über weite Strecken so flach und zart, dass es wie eine dünne Membran erscheint (vergl. besonders die Querschnitte in Textfig. 197). Wenngleich der ganze Entwickelungsverlauf eines Stolos bis zum Auftreten der Knospen nicht beobachtet wurde, so kennt man doch sowohl von *Clavelina*, als auch von *Perophora* festsitzende Oozooide, die bereits so weit vorgeschritten waren, dass sie Theile der Stoloanlage besassen. Für *Clavelina* hat zuerst Seeliger (1884) den Nachweis geführt, dass das ganze Ektoderm des hinteren Leibesendes des Oozooids, aus dem das Ektodermepithel des Stolos entspringt, aus dem im Embryo ganz vorn gelegenen Präorallappen hervorgeht, der eine Drehung von nahezu 180° ausgeführt hat.

Die vom Ektodermschlauch umschlossene Stolohöhle beherbergt Mesenchymzellen. Die meisten von diesen sind rundliche oder ein wenig kantige Blutzellen, die frei in der die Stolohöhle erfüllenden Blutflüssigkeit schweben und gleichzeitig mit dieser sich fortbewegen. Viele dieser Blutzellen besitzen eine recht ansehnliche Grösse und sind mit Dotterkörperchen und Nährstoffen sehr reichlich beladen. Wie in den Mantelgefässen, strömt auch im Stolo prolifer die Flüssigkeit stets in zwei entgegengesetzten Richtungen, auf der einen Seite distalwärts, auf der anderen proximal zu (p. 552 fg.), und wenn die Contractionsrichtung des Herzens sich ändert, kehrt auch der Blutstrom sich um. Wenn aber an dem Stolo bereits mehrere voll entwickelte Thiere sitzen, die ihr Blut in die Stolohöhle entsenden und aus ihr wieder beziehen, kann die Richtung des Blutstroms nicht nur von einem einzigen Thiere abhängig sein, sondern sie ergiebt sich als die complicirte Resultante der Contractionswellen und Pulsationsreihen mehrerer Herzen. Daher verhalten sich in dieser Beziehung nicht mehr alle Regionen eines Stolos gleichartig und zu demselben Zeitpunkt ganz übereinstimmend. Neben den frei beweg-

lichen Blutzellen kommen bei *Clavelina* auch fixirte Bindegewebselemente und, wie es scheint, gelegentlich auch Muskelzellen im Stolo vor. Auch bei *Perophora viridis* sind die Mesenchymzellen in verschiedener Weise differenzirt und zum Theil am Ektoderm oder an der inneren stolonialen Scheidewand festgeheftet. Geschlechtszellen wurden unter diesen Mesenchymzellen bisher nicht beobachtet, obwohl sich der Zwitterapparat der Knospenthiere später zweifellos aus einem Theil des Mesenchyms bildet. Bei der pallealen Knospung der Botrylliden werden wir dagegen die Sexualzellen zuweilen sehr früh differenzirt finden. Die Vertheilung der Mesenchymzellen in der Stolohöhle ist wohl niemals eine ganz gleichmässige. Abgesehen davon, dass viele Zellen besonders an den Wänden liegen oder diesen entlang mit dem Blut treiben, während sie in der Mitte der Blutbahn nur spärlicher vorkommen, findet man fast regelmässig (*Clavelina*) mächtige Zellansammlungen an den Blindenden oder an den neu sich bildenden Ausstülpungen der Stolonen. Die Mesodermzellen im Stolo sind identisch mit denen des Embryozooids, und es erfolgt auch ein ständiger Austausch, indem die Zellen mit dem Blut hinüber und zurück wandern.

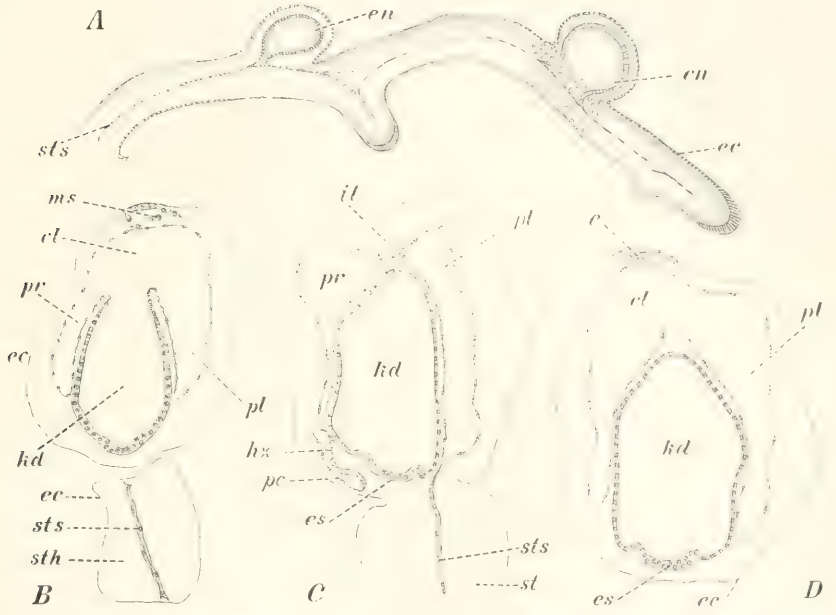
Die Stolohöhle wird durch ein Septum in zwei annähernd gleiche Theile zerlegt. Diese Scheidewand durchsetzt den gesammten Stolo mit allen seinen Verzweigungen und lässt nur die äussersten Blindenden frei, so dass an diesen die beiden sonst völlig getrennten Blutbahnen miteinander in Verbindung treten und hier die Umkehr des Blutstroms stattfinden kann (Textfig. 197 *A*). Das Septum besteht, wie zuerst Kowalevsky bei *Perophora* erkannt hat, aus zwei mehr oder minder dicht aneinander gelagerten epithelialen Lamellen. Diese sind durchweg einschichtig und zeigen über weite Strecken hin sehr flache Zellen; da, wo die Knospen sich bilden sollen, weichen beide Schichten auseinander und werden beträchtlich dicker, indem die Zellen cubische oder selbst höhere prismatische Formen annehmen. Entstanden ist das Septum aus einer röhren- oder schlauchförmigen Bildung, die in die Stolohöhle eintrat und sich so stark comprimirt hatte, dass das Lumen stellenweise gänzlich schwand und die Wände zu zwei Lamellen sich aneinander legten. Der Stolo der *Ecteinascidia turbinata* wird nicht von einem typischen Septum durchsetzt, sondern hier liegt mitten in der Stolohöhle, allseitig vom Blut umspült, ein mit einem deutlichen Lumen versehenes, einschichtiges Epithelrohr (Lefevre). Das Epithel wird allgemein, und wohl mit Recht, als entodermal angesehen, so dass am Aufbau des Stolos sich alle drei Keimblätter betheiligen.

Allerdings ist bisher in keinem einzigen Fall der Zusammenhang des Stoloseptums mit einem bestimmten Organ des Embryozooids sicher erkannt worden. Lefevre beobachtete vier Wochen alte festsitzende Thierchen der *Perophora viridis*, und ich sah *Clavelina*-Oozooide, die sicher mehr als $1\frac{1}{2}$ Monate alt waren, doch fand sich niemals die Anlage des Stoloentoderms. Ich habe bereits oben (p. 921) bemerkt, dass

Van Beneden und Julin bei *Clavelina Rissoana* die Scheidewand des Stolos als eine directe Fortsetzung des Epicards des Oozooids auftreten sahen, und zwar lauten ihre Angaben sehr bestimmt: „L'on sait depuis longtemps que, dans les stolons des Ascidies sociales, il existe deux courants sanguins inverses, l'un centripède, l'autre centrifuge. Ces deux courants sont séparés l'un de l'autre par la lame épicardique (cloison stoloniale)." „L'organe épicardique joue un rôle capital dans le phénomène du bourgeonnement." Allerdings darf aber dabei nicht übersehen werden, dass nicht ersichtlich ist, worauf die belgischen Forscher ihre positiven Behauptungen gründen. Eine Abbildung, die den Zusammenhang des Epicards mit dem stolonialen Septum zeigen möchte, findet sich nirgends, und in dem ältesten Embryozooid, das gezeichnet wurde, erstreckt sich das Herzende weiter nach hinten als die beiden Endzipfel des Epicards. Das Gleiche habe ich in 4—5 mm langen, noch solitär lebenden Clavelinen beobachtet und hat auch Kuhn (1903) an einem noch etwas älteren Embryozooid festgestellt, das sich in dem von mir gesammelten Material fand (vergl. auch oben, p. 566). Wenn nun Van Beneden behauptet, dass sich dieses Verhalten in noch älteren Oozooiden umkehrt, und dass dann das Epicard über das Pericard hinauswächst und als Scheidewand in den Stolo eintritt, so war ich früher des Glaubens, dass sich diese Angaben auf die thatsächliche Untersuchung von Schnittserien durch alte Embryozooide stützen, die bereits den Stolo entwickelt haben. Neuerdings sind aber in mir doch gewichtige Bedenken aufgestiegen, ob Van Beneden ein derartiges Material überhaupt untersucht hat. Nicht zum geringsten wurden in mir dadurch Zweifel erregt, dass Van Beneden behauptet, das Oozooid der *Clavelina* bleibe ungeschlechtlich und entwickele überhaupt keine Geschlechtsorgane, während doch die von mir untersuchten Stadien, die zweifellos beträchtlich jünger sind als die, an denen der Ursprung des Stoloentoderms aus dem Epicard zu sehen gewesen sein sollte, deutlich die Anlagen des Zwitterapparates erkennen liessen, so dass kein aufmerksamer Beobachter sie übersehen könnte. Darnach scheint es mir allerdings noch sehr zweifelhaft, ob das Stoloseptum in Wirklichkeit aus dem Epicard der Larve hervorgeht. Mit Rücksicht darauf, dass in meinen ältesten Embryozooiden eine dem Stoloseptum entsprechende Doppellamelle am Hinterende des Herzens in genau der gleichen Weise entsprang, wie bei den Blastozooiden, habe ich in dem in Fig. 1, Taf. XXXI gezeichneten Schema der stolonialen Knospung das Septum aus der Pericardialwand entspringen lassen. Ob damit ein für alle stolonial knospenden Formen gültiges Merkmal gegeben ist, ist mir allerdings fraglich. Jedenfalls müsste es dann als sehr auffallend bezeichnet werden, dass — im Gegensatz zum Embryozooid — alle Blastozooide der *Perophora viridis* nicht mit ihrer Pericardialwand dem Stoloentoderm verbunden sind, sondern, wie Lefevre beschrieben hat, durch eine Ausstülpung der linken Peribranchialwand (Textfig. 197 *C*).

Die schon an früherer Stelle (p. 553 u. 574) erörterte Auffassung, dass der Stolo prolifer der knospenden Ascidien mit den Mantelgefässen mancher Monascidien, im Besonderen der *Ciona*, zu homologisiren sei, erfährt durch diese Angaben über die Genese des Stolos eine gewisse Einschränkung. Wenigstens kann es kaum als ohne weiteres selbstverständlich betrachtet werden, dass die vom Pericard ausgehende Stoloscheidewand und die von der Perivisceralhöhlenwand entspringenden Mantelgefässsepten der *Ciona* complet homolog sind. Doch hätte es meines Erachtens wenig Nutzen, in

Fig. 197.



A = Distales Ende des Stolo prolifer von *Perophora Listeri*. (Nach Kowalevsky.)
B = Schnitt durch den Stolo mit benachbarter Knospe von *Perophora viridis*. $^{135}/_{1}$.
C und *D* = Zwei Schnitte durch ein älteres Stadium. (Nach Lefevre.) $^{135}/_{1}$.
cl = Cloake; *e* = Egestionsöffnung; *ec* = Ektodermepithel; *en* = Entoderm der Knospen; *es* = Endostyl; *hz* = Herzwand; *it* = Intestinum; *kd* = Kiemendarm; *ms* = Mesenchym; *pc* = Pericardialwand; *pl*, *pr* = linker und rechter Peribranchialraum; *st* = Stolo; *sth* = Stolohöhle; *sts* = Stoloseptum.

eine eingehendere Untersuchung dieser Frage einzutreten, solange die Beobachtungen keine bestimmte Auskunft darüber gebracht haben, wie der Stolo am Embryozooid entsteht und ob wirklich das Stoloentoderm bei *Clavelina* aus dem Pericard, bei *Perophora* aus der Peribranchialwand, bei *Ecteinascidia* wieder vielleicht aus einem Epicard, dessen Existenz Lefevre hier freilich leugnet, hervorgeht. Bestehen wirklich so weitgehende Verschiedenheiten in Bezug auf den Ursprung des Knospeninnenblatts, so erhebt sich sofort die Frage, ob die jetzt als „stoloniale Knospung" bezeichneten Vorgänge der ungeschlechtlichen Fortpflanzung

weiterhin noch unter diesem Namen zusammengefasst werden dürfen oder nicht besser in mehrere Gruppen zu trennen sind. Im Besonderen würde dann zu untersuchen sein, ob nicht die *Perophora*-Knospung nur eine Modification der hier an zweiter Stelle behandelten „pallealen Knospung" darstellt.

Die Stolonen verzweigen sich vorwiegend an den besonders rasch wachsenden Blindenden, aber nicht ausschliesslich, denn auch proximal an den älteren Stoloabschnitten können neue Zweige auftreten. Bei *Perophora* scheinen sich alle Nebenäste genau so wie der ursprünglich auswachsende Hauptstamm zu verhalten und durchaus dreischichtig zu sein. Bei *Clavelina lepadiformis* fand ich Verschiedenheiten, denn es treten in unregelmässiger Vertheilung da und dort Nebenäste auf, die der entodermalen Scheidewand entbehren. Ich kann allerdings nicht mit Bestimmtheit behaupten, obwohl ich es annehmen möchte, dass dieser Mangel stets ein ursprünglicher ist und dass diese Nebenstolonen sich von allem Anfang an nur zweischichtig angelegt haben, denn möglicherweise trat erst nachträglich eine Rückbildung des Septums ein. Immerhin aber besteht, wie ich glaube, keine Möglichkeit, dass an diesen zweischichtigen Stolonen sich Knospen bilden könnten.

Ausser diesen schlauchförmigen Nebenstolonen treten bei *Clavelina* noch umfangreiche buckelförmige Aussackungen des Stolos auf, die, im Gegensatz zu den Knospenanlagen, stets ohne eine Fortsetzung des Stolosepturns bestehen bleiben, in der Regel aber mit Mesenchymzellen zum grössten Theil erfüllt sind. Sie finden sich vorwiegend in der nächsten Nähe der äussersten Blindenden der Stolonenäste, neben den Knospenanlagen, und bilden die von mir bereits 1882 beschriebenen Nährkammern, die für die rasche Entwickelung der Knospen eine grosse Bedeutung besitzen (vergl. Textfig. 198, p. 988).

Alte Stolonen der *Clavelina* zerfallen nicht selten durch ringförmige Einschnürungen des Ektodermschlauches in mehrere aufeinander folgende Stücke; nur die gemeinsame äussere Cellulosemantelschicht erhält sich ziemlich intact und umschliesst gleichmässig alle einzelnen Abschnitte, von denen ein jeder seine eigene Stolohöhle und sein besonderes Septum führt. So entstehen Bilder, die lebhaft an die von Allman beobachteten Frustelbildungen der Hydroiden (*Schizocladium*) erinnern, und die Aehnlichkeit wird um so bedeutungsvoller, als einzelne von diesen Stolosegmenten zu Knospen sich ausbilden können.

b. Die Bildung der Knospen an und aus dem Stolo.

Die Knospen entstehen zumeist als buckelförmige Erhebungen in der nächsten Nähe des distalen Stoloendes. Da dieses ununterbrochen weiterwächst und mit der Knospenbildung fortfährt, findet man nach einiger Zeit die Knospenthiere nach dem distalen Ende zu in einer abnehmenden Alters- und Grössenreihe angeordnet. Diese Anordnung scheint besonders bei *Perophora viridis* sehr deutlich ausgeprägt zu sein (Lefevre), während

bei *P. Listeri* und *Clavelina* recht häufig neue Knospen auch zwischen den älteren im proximalen Stoloabschnitt sich bilden. Alle drei Schichten des Stolos betheiligen sich an der Knospenbildung. In der Ektodermausstülpung verdickt sich das Epithel, ohne seine Einschichtigkeit aufzugeben; Mesenchymzellen treten in reicher Menge (*Clavelina*) in die Ausbuchtung der Stolohöhle über. Bemerkenswerth ist die Angabe Ritter's und Lefevre's, dass bei *Perophora annectens* und *Ecteinascidia* das Mesoderm der Knospen nicht nur aus dem Mesenchym des Stolos sich herleitet, sondern auf frühen Stadien gleichzeitig auch durch Zellauswanderungen aus dem Knospenentoderm sich bildet. Bei diesem doppelten Ursprunge des Mittelblattes in Blastozooiden erscheint die Continuität der Keimblätter hier weniger scharf gewahrt, als es sonst in der stolonialen Knospung der Fall ist. Ueber die Art und Weise, wie das Stoloseptum sich ausstülpt, gehen die Ansichten auseinander. Nach Kowalevsky (vergl. Textfig. 197 *A*) sollte an den betreffenden Stellen nur eine der beiden Entodermlamellen mit ihrer ganzen Breitseite sich ausbuchten, da die Knospe seitlich vom Septum aufträte, während Lefevre die Knospen in der Ebene des Septums sich bilden und daher beide Entodermlamellen sich ausstülpen lässt. Die Scheidewand des Stolos entspricht im letzteren Fall der Medianebene der Blastozooide; nach Kowalevsky müsste sie bei *Perophora Listeri* ungefähr senkrecht zu dieser stehen. Jedenfalls aber verdickt sich stets der zum Knospenentoderm ausbuchtende Theil der Scheidewand beträchtlich und umschliesst eine umfangreiche Höhlung, die mit dem Archenteron der Embryonen zu vergleichen ist. Wo die beiden Septenlamellen fest aneinander gepresst sind, erscheint die Entodermhöhle der Knospenanlage allseitig abgeschlossen, wo im Stolo ein röhrenförmiges Septum vorhanden ist, setzt sie sich in das Lumen desselben fort. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung erfolgt allerdings bei *Perophora viridis* nach Lefevre eine Drehung der Entodermblase um nahezu 90°. Die rechte Seitenwand, an der sich der Endostyl differenzirt, fällt frühzeitig durch eine bedeutendere Dicke auf, und daher liess sich feststellen, dass sie allmählich zur Ventralwand wird und, wie bereits aus Kowalevsky's Zeichnungen ersichtlich war, sich parallel zum Stolo stellt, während sie anfangs senkrecht zu ihm stand.

Einfacher gestaltet sich im gewissen Sinne die Bildung der Knospenanlage, wenn, nach dem oben (p. 984) erwähnten Typus der Frustelbildung, Theilstücke des Stolos sich abschnüren und, wie ich es für *Clavelina lepadiformis* festgestellt habe, direct zu Knospen werden. Dann verwandelt sich das Stoloseptum des betreffenden Segments ohne weiteres in das Knospenentoderm; doch kann man sehr bald auch in diesem einen blasenförmig angeschwollenen Endabschnitt und einen stielähnlichen unterscheiden, der dem Knospenstiel am Stolo der auf die andere Weise sich bildenden Blastozooide entspricht, obwohl bei der Frustelbildung sehr frühzeitig eine vollkommene Abschnürung nicht nur des Entoderms, sondern der gesammten Knospe vom übrigen Stolo eintritt.

Die Knospenanlage sitzt zunächst dem Stolo mit breiter Basis auf, und die Stolohöhle und die primäre Leibeshöhle des Blastozooids stehen in weiter Verbindung. Je weiter die Entwickelung vorschreitet, desto mehr schnürt sich der basale Abschnitt ein und wird zum Knospenstiel. Dieser zeigt genau den gleichen dreischichtigen Bau wie der Stolo, und die Umbildungen zur Ascidienform vollziehen sich nur am distalen Abschnitt der Knospenausstülpung. Bei manchen *Perophora* scheint dieser Knospenstiel häufig zeitlebens sich zu erhalten; er sitzt am hintersten Ventralende eines jeden Blastozooids, und diese stehen daher sämmtlich mit dem Stolo in inniger organischer Verbindung. Das Gleiche behaupten Van Beneden und Julin für *Clavelina Rissoana*, bei der der Knospenstiel, wie bei allen *Clavelina*, eine Verlängerung des Hinterendes in gerader Richtung nach hinten darstellt. Ich habe dagegen bei *Clavelina lepadiformis* schon früher (1882) gefunden, dass in den meisten Fällen das Knospenentoderm sehr früh vom Stoloseptum sich abtrennt. Tritt Frustelbildung ein, so ist das ohne weiteres selbstverständlich, da ja dann die Sonderung der Knospen eine vollkommene ist und nur der äussere Cellulosemantel die Verbindung mit dem Stolo herstellt. Aber auch die gestielten Knospenerhebungen am Stolo lösen zunächst ihre Entoderm- und schliesslich im Alter zumeist auch ihre Ektoderm-Verbindung mit dem Stolo (vergl. Textfig. 198). Ein ähnliches Verhalten hat auch Lahille (1890) beobachtet, und ebenso berichten Ritter und Lefevre, dass bei *Perophora annectens* und *Ecteinascidia* der Zusammenhang mit der entodermalen Scheidewand des Stolos in älteren Knospen regelmässig sich völlig löse, ja dass auch oft keine Verbindung mehr zwischen den Blastozooiden durch das Ektodermepithel hergestellt wird, weil dieses sich ganz vom Stolo abtrennt. Es scheint mir daher lediglich durch die sehr flüchtige Art der Beobachtung erklärbar, dass Van Beneden und Julin mir gegenüber behaupten konnten, dass Stolo- und Knospenentoderm sich niemals von einander trennen: „Seeliger se trompe quand il dit que la vésicule interne se sépare très tôt de la cloison stoloniale .... Cette séparation ne se produit à aucun stade du dèveloppement."

Neben den Knospenerhebungen treten bei *Clavelina* die bereits erwähnten (p. 984) Ausstülpungen des Stolos auf, die zu den Nährkammern werden. Sie dienen als Reservoire für die mit Dotterelementen beladenen Blutzellen, die sich in diesen grossen Bluträumen in mächtiger Anzahl sammeln. Ich habe zuweilen das Stoloende vollkommen traubenähnlich geformt angetroffen, weil um eine oder zwei Knospenanlagen zahlreiche Nährkammern dicht aneineinandergedrängt sich ausgestülpt hatten. Zuweilen tritt aber auch neben einer Knospe nur eine einzige Nährkammer oder, was ich allerdings bisher nur ganz ausnahmsweise sah, gar keine auf, und dann bleiben die Blastozooide lange Zeit klein und arm an Blutzellen. In keinem Fall erhalten sich die Nährkammern neben dem Blastozooid dauernd selbstständig, sondern früher oder später werden sie

alle von diesem vollständig aufgenommen. Wenn die Knospe wächst, rücken die Kammern allmählich auf den hinteren Abschnitt des Blastozooids hinüber und erscheinen als Anhänge desselben und nicht mehr des Stolos. Als buckelförmige, mit Blutkörperchen erfüllte Aussackungen sitzen sie dem Ektoderm auf, und es lässt sich dann noch lange Zeit erkennen, wie viele Nährkammern bei der Bildung einer Knospe Verwendung fanden. Allmählich werden die Ausbuchtungen immer niedriger, und endlich verschwinden sie ganz am hinteren Abschnitt des Blastozooids, das eine schlankgestreckte Gestalt erreicht hat.

c. Die Entstehung der Organe in der Knospe.

Wir werden uns in diesem Abschnitt darauf beschränken können, auszuführen, wie die Organanlagen aus den drei Blättern der Knospenerhebung oder des Stolosegments sich differenziren. Nachdem einmal die Zell- oder Gewebsgruppen, die zu einem bestimmten Organ werden sollen, sich abgetrennt und räumlich gesondert haben, verläuft die weitere Entwickelung fast stets, von ganz vereinzelten Ausnahmen abgesehen, in genau der gleichen Weise, wie im Embryo, und es müssten daher hier lediglich die im vorhergehenden Capitel gegebenen Beschreibungen wiederholt werden. Einige Besonderheiten, die die Kiemenbildung der Blastozooide betreffen, sind übrigens bereits früher (p. 869 fg.) ausführlich genug behandelt worden, und in der oben (p. 930 fg.) gegebenen Darstellung von der Entwickelung der Geschlechtsorgane habe ich ebenfalls schon die Vorgänge in den Knospen, besonders gerade der *Clavelina* und *Perophora*, berücksichtigt.

In übereinstimmender Weise brachten alle genaueren Untersuchungen der stolonialen Knospung das bemerkenswerthe Ergebnis, dass eine ganze Reihe von Organanlagen des Blastozooids nicht aus demselben Keimblatt entstehen, aus dem sie sich im Embryo entwickeln. Die dreischichtige Knospenanlage bildet sich also in einer wesentlich verschiedenen Art und Weise zur geschlechtsreifen Ascidie aus als die jugendliche dreiblätterige, Embryonalform.

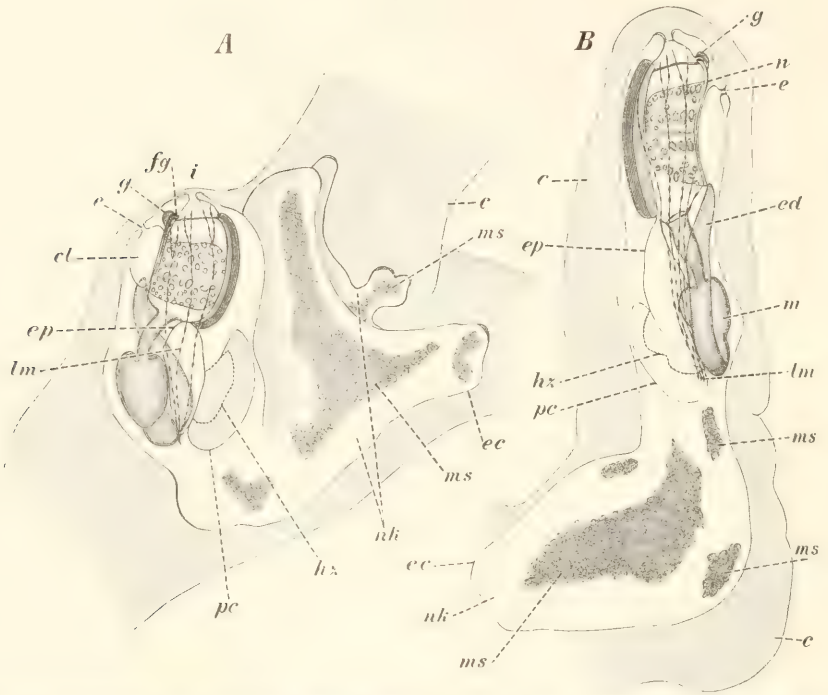
Die ektodermale Epithelschicht der Knospe verhält sich im Vergleich zum Embryo fast ganz passiv und lässt keine neuen Organe oder Gewebe entstehen. Nur an zwei Stellen senkt sie sich dellenförmig ein, um mit dem Entodermepithel innig zu verwachsen und am vordersten Ende die Mundbucht, dorsal in der Medianebene die Egestionsöffnung zu bilden. Genau so wie bei Larven in der Mundregion entsteht auch hier im Centrum beider Verwachsungsstellen zunächst eine winzige, bald aber rasch sich erweiternde Perforation, so dass Kiemendarm und Cloake mit der Aussenwelt in Verbindung treten.

Im Gegensatz zum Ektoderm differenzirt sich **das Entoderm der Knospenanlage** in einer viel mannigfaltigeren Weise als das des Embryos, und eine Anzahl Organe, die in diesem ektodermal entstehen.

bilden sich in den Blastozooiden entodermal. Diese bedeutsame Entdeckung verdanken wir Kowalevsky. Trotz aller Widersprüche kann es nunmehr als sicher gelten, dass, im Unterschied zur Embryonalentwickelung, weder das Nervensystem, noch die Peribranchialräume in den stolonialen Knospen ektodermalen Ursprungs sind.

Wie bei allen anderen Ascidienknospen sondert sich auch hier die Entodermblase in den Kiemendarm und die Peribranchialräume. Kowa-

Fig. 198.



Zwei Blastozooide von *Clavelina lepadiformis*. $^{35}/_{1}$. *A* = Knospenthier, in das mehrere Nährkammern einbezogen wurden. *B* = Thier mit einer Nährkammer. *c* = Aeusserer Cellulosemantel, Blastozooide und Nährkammern gleichmässig umhüllend; *cl* = Cloake; *e* = Egestionsöffnung; *ec* = Ektodermepithel; *ed* = Enddarm; *ep* = Epicard; *fg* = Flimmergrube; *g* = Ganglion; *hz* = Herz; *i* = Ingestionsöffnung; *lm* = Längsmuskeln; *m* = Magen; *ms* = mesodermale Zellgruppen in den Nährkammern; *n* = dorsaler Nervenstrang; *nk* = Nährkammer; *pc* = Pericard.

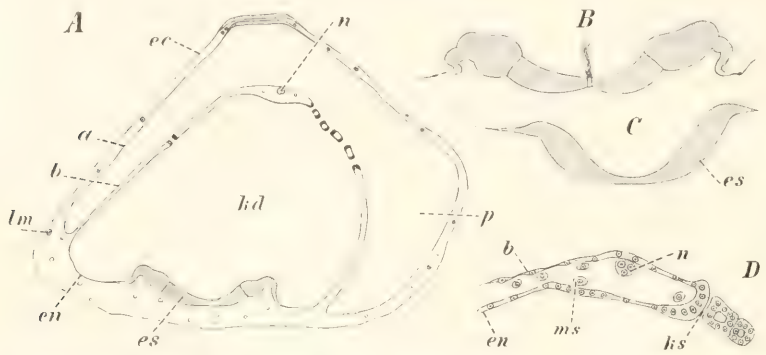
levsky hatte zuerst für *Perophora Listeri* angegeben, dass am Knospenentoderm zwei paarige Ausstülpungen auftreten, die eine links, die andere rechts, die den mittleren Abschnitt umwachsen, die beiden Peribranchialräume darstellen und zunächst dorsal und ventral in der Medianebene voneinander getrennt sind. Später vereinigen sie sich dorsal zur unpaaren Cloakenhöhle, während sie ventral im Bereiche des sich entwickelnden Endostyls, wie bei den Embryozooiden, völlig geschieden bleiben. Es scheint, dass die beiden ursprünglichen Ausstülpungs-

stellen, die lange Zeit jederseits eine besondere Verbindung zwischen jedem Peribranchialraum und der Kiemendarmanlage herstellten, später sich vollständig schliessen, und dass alle späteren Spiracula Neubildungen darstellen. Allerdings besteht aber auch die Möglichkeit, dass diese beiden Perforationen sich dauernd erhalten und zu den beiden ersten Kiemenspalten werden. Van Beneden und Julin haben dann später (1886) die Angaben Kowalevsky's an *Clavelina Rissoana* bestätigt, aber ihre Darstellung lässt keinen Zweifel darüber bestehen, dass sie nur das eine oder andere Stadium herausgegriffen und untersucht, nicht aber an lückenlosem Material gearbeitet haben. Trotzdem stellen sie ihre Ansichten, die zum Theil nur den Werth von Vermuthungen haben können, als positive Behauptungen auf, an deren Richtigkeit nicht zu zweifeln sei: „Chez la Claveline, comme chez la Pérophore, la vésicule interne primitive se divise non pas en deux vésicules secondaires, dont l'une serait ventrale, l'autre dorsale, mais bien en trois vésicules, l'une mediane et symétrique, qui devient le sac branchial et donne naissance à tout le tube digestif, les deux autres latérales. Ces dernières . . . . . constituent les cavités péribranchiales et ne se mettent que très tard en communication l'une avec l'autre, au dessus du sac branchial."

Im Gegensatz zu diesen Angaben fand Seeliger (1882), dass bei *Clavelina lepadiformis* die Peribranchialräume nicht aus zwei besonderen Entodermausstülpungen hervorgehen, sondern dass sich allmählich der grösste Theil der ganzen Dorsalregion der Entodermblase abschnürt, beziehungsweise ausstülpt und zu den Peribranchialräumen wird. Die Anlage dieser letzteren ist daher zunächst eine unpaarige, mediane. Nachdem aber vier Jahre später Van Beneden und Julin meine Angaben in der bestimmtesten Form zurückgewiesen hatten und ich damals noch der Meinung war, dass ein Forscher von der Bedeutung Van Beneden's seine kategorischen Behauptungen nicht leichtfertig, sondern nur nach gründlicher Untersuchung des gesammten Materials aufstellen könne, glaubte ich selbst, in meiner ersten Publication, mit der ich an die Oeffentlichkeit getreten war, mich geirrt und ein zufällig asymmetrisches Verhalten für normal gehalten zu haben. Es erscheint mir daher besonders bemerkenswerth, dass alle neueren Untersuchungen die paarigen gesonderten Entodermausstülpungen für die Peribranchialräume nicht kennen. Ritter (1896) untersuchte *Perophora annectens*, Lefevre die *Ecteinascidia* (1897) und *Perophora viridis* (1898), und sie fanden überall von allem Anfang an nur eine dorsal und median gelegene Verbindung zwischen Kiemendarm und den Peribranchialräumen. Zwei seitliche, parallel zum Endostyl verlaufende und nach dem Rücken zu fortschreitende Falten, die Peribranchialfalten, trennen die ganze Dorsalpartie und zum Theil auch die seitlichen Abschnitte der primären Entodermblase ab. Die Peribranchialräume und die Cloake entstehen also gleichzeitig, und die letztere nicht erst nachträglich durch Vereinigung der ersteren. Es besteht nur eine Verbindung zwischen dem medianen Clo-

akenraum und dem Kiemendarm, und nicht zwei zwischen diesem und den seitlichen Peribranchialräumen. Die Cloake ist nicht der jüngste, sondern der älteste Abschnitt der den Kiemendarm umgebenden Höhlung. Die ursprünglich sehr weite Verbindung zwischen Kiemendarm und Cloake (Textfig. 197*B*) schliesst sich später vollkommen. Während dieser Theilung der primären Entodermblase in Kiemendarm einerseits, Peribranchialräume und Cloake andererseits rückt der entodermale Knospenstiel, der die Verbindung mit der Stoloscheidewand herstellt, ganz in den Bereich des linken Peribranchialraumes hinüber, so dass er wie ein Fortsatz der Wand dieses letzteren erscheint. In alten Knospen der *Perophora annectens* und *Ecteinascidia* löst sich aber stets wieder dieser Zusammenhang mit dem entodermalen Stoloseptum, genau so wie bei *Clavelina* (p. 986).

Fig. 199.



A = Querschnitt durch den Thorax einer älteren Knospe von *Clavelina lepadiformis*. ca. $^{100}/_{1}$. *B* und *C* = Zwei Schnitte durch den Endostyl desselben Thieres. ca. $^{250}/_{1}$. *D* = Schnitt durch die Mitte des Kiemendarms; nur die Dorsalregion ist gezeichnet worden. $^{396}/_{1}$.

a — Aeusseres, *b* = inneres Peribranchialepithel; *ec* = Ektodermepithel; *en* — Entoderm; *es* = Endostyl; *ks* = Kiemenspalte; *lm* = Längsmuskel; *ms* = Mesenchymzelle; *n* = dorsaler Nervenstrang; *p* = Peribranchialraum.

Die weitere Entwickelung des Kiemendarms verläuft in den Knospen in einer anderen Weise als im Embryozooid. Namentlich bei *Clavelina* treten die Unterschiede in der Kiemenspaltenbildung bei jüngeren Thieren sehr scharf hervor. Während im Embryo zunächst nur zwei Spaltenreihen jederseits auftreten und in jeder Reihe die einzelnen Spiracula ihrer Grösse nach angeordnet sind (Tafel XXVIII, Fig. 6), entstehen in den Blastozooiden gleich mindestens vier mehr oder weniger unregelmässige Spaltenreihen (Textfig. 198). Doch habe ich bereits oben (p. 869, 879 fg.) dieser Verschiedenheiten eingehend genug gedacht, um hier nicht weiter darauf zurückkommen zu müssen. An der Ventralwand des Kiemendarms differenzirt sich der Endostyl. Wie oben angedeutet (p. 985), liegt er bei *Perophora viridis* zuerst rechts und erfährt erst später eine Drehung um 90°. Auch im Embryozooid fanden wir (p. 852 fg.)

eine Verschiebung des Endostyls um ungefähr einen rechten Winkel, dabei aber blieb die bilaterale Symmetrie gewahrt, denn die Drehung erfolgte in der Medianebene von vorn nach ventral. Bei *Perophora*-Knospen aber entsteht der Endostyl unsymmetrisch rechts. Bemerkenswerth erscheint es mir auch, auf die sehr auffallenden individuellen Unterschiede hinzuweisen, die der Endostyl in älteren Knospen der *Clavelina* aufweist. Die Querschnitte durch gleichalterige Blastozooide derselben Stöcke zeigen den Endostyl so verschieden geformt, dass man glauben könnte, es handle sich um ganz verschiedene Formen (vergl. Textfig. 199).

In Bezug auf die Entwickelung des Verdauungstractus zeigen die Knospen, wie es scheint, keinerlei Besonderheiten. Der Darmschlauch entsteht aus einer am Hinterende dorsal hervorwachsenden Ausstülpung des zum Kiemendarm sich ausgestaltenden Theils des primären Entodermbläschens.

Sehr verschiedene Deutungen haben die Vorgänge erfahren, die sich bei der Bildung des Nervensystems abspielen. Kowalevsky hat zuerst nachgewiesen, dass das gesammte Nervensystem der Blastozooide vom Innenblatt der Knospenanlage abstammt; für eine Anzahl Ascidien ist dieses überraschende Ergebniss bereits von mehreren Seiten bestätigt worden und gilt als eine fest und sicher begründete Thatsache. In Bezug auf die stoloniale Knospung lauten allerdings auch die letzten Ergebnisse noch verschieden, so dass es immerhin zweifelhaft ist, ob hier Kowalevsky's Angaben zu Recht bestehen. Diesen zufolge müsste in der Medianebene dorsal ein primäres Nervenrohr vom Kiemendarm sich abschnüren und nur ganz vorn mit der Kiemendarmhöhle verbunden bleiben. Bei *Clavelina* habe ich ebenfalls an der Dorsalseite des Kiemendarms das Primärrohr beobachtet; vorn öffnete es sich durch die Flimmergrube in die Branchialhöhle, hinten wurde es bald zu einem soliden Strang, der sich, zwischen Kiemendarm und innerer Cloakenwand einlagert, bis ziemlich weit nach rückwärts hin verfolgen liess und am hintersten Ende zu einem gangliösen Gebilde anschwillt (Textfig. 184 *F* und *J*, p. 878). Den Ursprung dieser Anlage konnte ich aber nicht feststellen, nur der vordere, ausgehöhlte Theil schien mir mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit aus einer Entodermausstülpung hervorzugehen. Ventral am Primärrohr entsteht die Neuraldrüse, dorsal das Ganglion. Für beide Gebilde hielt ich einen mesodermalen Ursprung am wahrscheinlichsten, ohne diesen allerdings direct beobachtet zu haben. Es bestimmten mich dazu besondere theoretische Erwägungen, die ich allerdings jetzt nicht mehr als gültig betrachten kann. Ich ging von der Ueberzeugung aus, dass die aus der Auflösung des Larvenschwanzes und durch Dissociation der verschiedenen provisorischen larvalen Gewebe entstandenen einzelnen Zellen sich dem Mesenchym der Larve beimengen, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüssen. Die Mesodermzellen des Embryozooids werden zum Theil zu Mesenchymzellen der Knospe, und unter diesen müssten sich, wie ich annahm, auch solche Elemente finden, die in der Larve

sich am Aufbau des Nervensystems betheiligt hatten. Eine vollständige Uebereinstimmung in der Embryonal- und Knospenentwickelung, eine vollkommene Continuität nicht nur der Keimblätter, sondern sogar der Gewebe wäre daher erreicht, wenn das Nervensystem der Blastozooide aus dem Mesenchym entstände, und zwar genau wieder aus den Zellen, die durch die Auflösung der nervösen Apparate des Embryos oder der Larve entstanden sind. In Wirklichkeit aber konnten wir feststellen (p. 842), dass alle aus dem Zerfall der larvalen Organe resultirenden Zellen lediglich als Nährmaterial verwerthet werden und ihre Lebens- und Entwickelungsfähigkeit nicht bewahren.

Wenn demnach ein mesodermaler Ursprung des Nervensystems in der Knospe in Wirklichkeit nur lehren kann, dass die Continuität der Keimblätter bei der Knospung nicht gewahrt wird, so muss es um so mehr bemerkt werden, dass die neuesten Untersuchungen in übereinstimmender Weise zu meiner alten Beobachtung zurückführen. Bei *Perophora annectens* blieb es zweifelhaft, wie weit sich das Mesoderm neben dem Entoderm am Aufbau des primären Dorsalrohrs betheiligt. Auch bei *Ecteinascidia* liess sich der Mesodermantheil nicht genau feststellen, obwohl er zweifellos vorhanden ist (Lefevre). Die Frage ist hier auch insofern von weniger grosser Bedeutung, als die Mesenchymzellen in grosser Zahl aus dem Innenblatt der Knospe stammen und der Unterschied dann füglich darauf hinausläuft, ob die aus dem Entodermverband austretenden Zellen zunächst eine Zeitlang als Mesenchymzellen in der Leibeshöhle isolirt sich erhalten, bevor sie zum dorsalen Nervenrohr zusammentreten, oder ob dieses direct von den wuchernden Zellen des Entoderms gebildet wird. Bei *Perophora viridis* ist nach Lefevre der Ursprung des Dorsalrohres ein rein mesodermaler; nirgends zeigte sich eine entodermale Ausstülpung oder Wucherung. Uebrigens ist bei *Perophora* und *Ecteinascidia* die erste Anlage des Nervensystems ein solider Strang, der sich erst nachträglich zum Dorsalrohr aushöhlt und durch die Flimmergrube in den Kiemendarm durchbricht. Neuraldrüse und definitives Ganglion bilden sich, wie schon vorhin für *Clavelina* angedeutet wurde, durch Wucherungen der Wandungen des primären Dorsalrohres.

Wenn nun auch die letzten Beobachter darüber nicht ganz klar sind, wie weit sich der entodermale oder mesodermale Antheil in jedem einzelnen Fall erstreckt, so sind sie doch andererseits einig in der Meinung, dass das Knospenektoderm an der Bildung des nervösen Apparates in keiner Weise sich betheiligt. Daher wird man auch der Angabe Van Beneden's und Julin's, dass der hintere Theil des dorsalen Nervenstrangs mit dem ektodermalen Hautepithel innig verwachsen sei, keine weitere Bedeutung beimessen dürfen. Die belgischen Autoren äussern sich auch nicht ohne Zurückhaltung, wenn sie sagen: „Dans les dernières coupes il n'est pas possible de voir la limite entre l'ébauche neurale et l'épiderme; elle paraît être un simple épaississement de l'épiblaste." „Le système nerveux est non seulement sous-jacent mais adjacent a l'épiderme."

Aus diesem anatomischen Befund darf aber nicht auf eine ektodermale Herkunft des Nervenstrangs geschlossen werden, obwohl die Versuchung dazu nahe zu liegen scheint. Ich darf an dieser Stelle daran erinnern, dass auch im Embryozooid der hintere Theil des Dorsalstranges nachträglich mit dem Hautepithel verwachsen kann, obwohl er auf jüngeren Stadien von diesem völlig getrennt war (vergl. p. 836 und Textfig. 177).

Aus dem Innenbläschen der Knospe entstehen ferner das Epicard und der Herzpericardialschlauch. Bei *Clavelina* bestehen zweifellos auf allen vorgeschritteneren Stadien diese beiden Gebilde nebeneinander. Bei *Ecteinascidia* und *Perophora* fehlt ein besonderes Epicard. Wenn Lefevre den Fortsatz des Peribranchialraums, der die junge *Perophora*-Knospe mit dem Stoloseptum verbindet, einem Epicard vergleicht, so veranlasst ihn dazu lediglich der Umstand, dass er annimmt, es stelle auch das Epicard der *Clavelina* in einer ähnlichen Weise den Zusammenhang zwischen dem Blastozooid und dem Stolo her; an eine complete Homologie beider Gebilde denkt er aber nicht.

Das Epicard hatte ich (1882) bei den *Clavelina*-Knospen als ein selbstständiges Organ neben dem Pericardialschlauch noch nicht erkannt, sondern als einen Theil dieses letzteren betrachtet. Erst zwei Jahre später entdeckte ich es in den Larven (1884), und dann wiesen Van Beneden und Julin (1886) nach, dass es auch in den Blastozooiden allgemein vorkommt, und benannten es zweckmässig mit der jetzt üblichen Bezeichnung. Das Epicard entsteht aus dem Theil der primären Entodermblase, der basalwärts von dem distalen, zum Kiemendarm umgebildeten Blindende liegt und dem oberen Stielabschnitt der entodermalen Knospenausstülpung entspricht. Es handelt sich also nicht um eine besondere neue Ausstülpung am hinteren Ventralende des Kiemendarms, ähnlich etwa wie bei der dorsalen Darmschleifenanlage, sondern um die Umbildung eines Abschnittes der primären Entodermblase, der von allem Anfang an in der Knospenanlage vorhanden war. Kiemendarm und Epicard der Knospe communiciren anfangs durch eine sehr weite Verbindung, im Gegensatz zur Larve, in der das Epicard aus einer paarigen Ausstülpung des Kiemendarms hervorgeht. Später wird die weite Oeffnungsstelle in den Knospen durch eine mediane Scheidewand überbrückt, so dass an Stelle der grossen unpaarigen Oeffnung zwei kleinere seitliche Verbindungswege entstanden sind (Van Beneden und Julin). Das Hinterende des Epicards zieht sich später in zwei Zipfel aus, die dorsal vom Herzen blind endigen. Auf jüngeren Stadien bestand hier eine weite Verbindung des Epicards mit dem basalen Stieltheil des Entoderms, der zum primären Herzbläschen werden soll. Diese weite Oeffnung zerlegte sich dann in zwei kleinere seitliche, im Zusammenhang mit gewissen Veränderungen, die das primäre Herzbläschen betreffen und weiter unten beschrieben sind. Epicard und Pericardialhöhle communiciren dann vorübergehend durch zwei Spalten, eine rechte und linke (Van Beneden).

Das Herz der *Clavelina* hatte ich aus einer Ausstülpung der Entodermblase entstehen sehen, während es Van Beneden und Julin aus dem basalen Stieltheil hervorgehen lassen, der direct in das Stoloseptum übergeht. Das gesammte ventrale, in der Längsrichtung der Knospe verlaufende entodermale Verbindungsstück zwischen Kiemendarm und Stoloscheidewand theilt sich später in zwei völlig getrennte Partien. Die vordere wird, wie eben ausgeführt wurde, zum Epicard und bleibt dauernd mit dem Kiemendarm verbunden; die hintere geht nach hinten zu in das Septum über und stellt das primäre Herzbläschen dar. Dieses verwandelt sich in einer ganz ähnlichen Weise wie im Embryo in einen doppelwandigen Schlauch, indem die Dorsalwand sich gegen die ventrale zu einstülpt. Die rinnenförmige Einsenkung wird immer tiefer, und indem die seitlichen Ränder dorsal sich immer mehr der Medianebene nähern, prägt sich der Gegensatz zwischen der inneren, ursprünglich dorsal gelegenen Herzwand und der äusseren Pericardialwand immer schärfer aus. Wie überall in den Embryozooiden, ist auch im Blastozooid die Herzhöhle ein unvollkommen abgetrennter Theil der primären Leibeshöhle, die Pericardialhöhle aber ein allseitig von dieser abgeschlossener Raum. Auf jüngeren Stadien soll nach Van Beneden die Pericardialhöhle vorn vorübergehend durch zwei Oeffnungen, eine linke und eine rechte, mit dem Epicard und durch dieses indirect mit der Kiemendarmhöhle in Verbindung stehen. Ein ganz ähnliches Verhalten haben die beiden belgischen Autoren auch im Embryo beobachtet; es hat sich aber da gezeigt, dass diese Angaben nicht zutreffen. Daher scheint es mir ein dringendes Bedürfniss zu sein, dass diese Vorgänge auch in den Knospen einer erneuerten Untersuchung unterzogen werden, denn die wenigen Abbildungen, die Van Beneden und Julin vorgelegt haben, sind nichts weniger als überzeugend. Es soll nämlich die ursprünglich einheitliche und weite Verbindung zwischen den beiden zum Epicard und zur primären Herzblase sich entwickelnden Entodermabschnitten dadurch in zwei seitliche Spaltöffnungen sich zerlegen, dass in der Mitte, in der Medianebene, die dorsale und ventrale Wand sich aneinander legen und verwachsen. Diese Verwachsungsstelle bestimmt das Vorderende des primären Herzbläschens, und unmittelbar vor ihr bricht die Herzhöhle durch, indem hier ein medianer Spaltraum durch Auseinanderweichen der umgebenden Wandungen entsteht, in einer ähnlichen Weise etwa, wie in der Kieme an den Verwachsungsstellen der beiden Epithelien die Spiracula sich bilden. Die am primären Herzbläschen dorsal auftretende Herzhöhle öffnet sich also am Vorderende ventral vom Epicard, und links und rechts von diesem Ostium findet sich zunächst noch eine Zeitlang eine Verbindungsstelle zwischen der Pericardialhöhle und dem Epicard. Endlich aber löst sich, wie erwähnt, das Pericard vollkommen ab.

Bei der Verwandlung des primären Herzbläschens zum doppelwandigen Schlauch bleibt der äusserste Basaltheil des entodermalen Knospenstiels als ein Fortsatz des hintersten Pericardialendes bestehen, so dass dieses

nach Van Beneden allmählich in das Stoloseptum übergeht. Dass das Hinterende des Pericards sich in eine feine Doppellamelle auszieht, die mehr oder minder weit in den hintersten Leibesabschnitt des Blastozooids hineinreicht, lässt sich leicht feststellen; aber einen Zusammenhang mit dem Septum des horizontal kriechenden Stolos habe ich in keinem Fall beobachten können, schon deshalb nicht, weil diese Blastozooide sich fast ausnahmslos bereits ganz vom Stolo abgeschnürt hatten und mit diesem nur noch durch den äusseren Cellulosemantel verbunden waren (Textfigur 198).

Van Beneden und Julin betonen mit besonderem Nachdruck, dass Herz und Epicard im Embryozooid und Blastozooid sich ganz verschieden verhalten. Unter der Voraussetzung, dass die Angaben dieser Forscher über die Entstehung der Organe in den Knospen im Allgemeinen zutreffen, bestehen allerdings nicht ganz unwesentliche Verschiedenheiten; diese sind aber völlig anderer Art, als angenommen wurde, und es stellt sich der Sachverhalt fast genau umgekehrt dar: da, wo wesentliche Unterschiede bestehen sollten, findet sich in Wirklichkeit häufig Uebereinstimmung, wo eine volle Aehnlichkeit der Entwickelungsvorgänge vorhanden sein sollte, zeigen sich zumeist die grössten Gegensätze.

Völlig verschieden sind nach Van Beneden und Julin die Lagebeziehungen des Herzens und des Epicards bei Blastozooiden und Oozooid der *Clavelina*: „. . . . *les rapports anatomiques des organes cardiaques, sont donc tout différents chez l'individu qui procède d'une larve urodèle et chez celui qui provient d'un bourgeon*". Die Verschiedenheiten lassen sich darauf zurückführen, dass die entodermale Stoloscheidewand im Oozooid aus dem Epicard entspringen soll, in den Knospen sich aber auf das Pericard fortsetzt. Ich habe aber bereits oben (p. 921) erwähnt, dass ich die ältesten Embryozooide, die ich durch Aufzucht aus dem Ei erhalten konnte, genau so gebaut fand, wie etwa gleichalterige Blastozooide, und im Besonderen sahen wir in allen Fällen das den hintersten Körperabschnitt durchsetzende septumähnliche Gebilde aus dem Pericard seinen Ursprung nehmen. Dass in noch älteren Oozooiden die Verhältnisse sich wieder ändern sollten, ist wenig wahrscheinlich, und daher erledigen sich alle weiteren Speculationen Van Beneden's über Verschiedenheiten in der Blutcirculation bei Larven und Knospen.

Uebereinstimmung sollte nach Van Beneden die Herzbildung in Knospen und Embryonen darin aufweisen, dass zwischen der Pericardialhöhle und dem Epicardialsack jederseits eine Verbindungsstelle vorhanden sei und dass erst auf späteren Stadien Pericard und Epicard sich vollständig trennen. Wie aber oben (p. 817 fg.) ausgeführt worden ist, findet sich niemals im Verlauf der Embryonalentwickelung ein derartiges Stadium, und die beiden Organe liegen zwar dicht benachbart, zeigen aber niemals so innige Beziehungen, denn sie bilden sich selbstständig und unabhängig voneinander.

So wie in den Embryonen der *Clavelina*, im Gegensatz zu deren Blastozooiden, entsteht auch in den Knospen der *Perophora* und *Ecteinascidia* nach den übereinstimmenden Angaben von Ritter und Lefevre der Herzpericardialschlauch völlig unabhängig von einem Epicard. Allerdings liess sich zumeist nicht ganz sicher entscheiden, ob der kleine Zellhaufen, der sich in die primäre Herz- oder Pericardialblase verwandelt, entodermal oder mesodermal war. Im Hinblick auf die oben (p. 985) erwähnte und weiter unten beschriebene Entstehung eines Theils des Knospenmesenchyms aus dem Knospenentoderm erscheint aber diese Ungewissheit nur von untergeordneter Bedeutung. Für *Ecteinascidia* ist Lefevre geneigt, einen entodermalen, für *Perophora viridis* einen mesodermalen Ursprung anzunehmen. Die Zellgruppe verwandelt sich in der allgemein gültigen Weise in das Primärbläschen und schliesslich in den doppelwandigen Schlauch.

Das Mesenchym der Knospe entstand aus Blut- und Mesodermzellen, die vom Stolo aus in die Leibeshöhle der Knospenanlage übertraten. Bei *Clavelina* ist ein anderer Ursprung dieser Schicht nicht festgestellt worden, wohl aber bei *Ecteinascidia* und *Perophora annectens*, bei denen sich Zellen aus dem Epithelverband des Entoderms lösen, um in die Leibeshöhle überzutreten (p. 985 u. 992). In ihrem weiteren Verhalten scheint aber ein Unterschied der auf die eine oder andere Weise entstandenen Mesenchymzellen nicht zu bestehen. Wie im Embryozooid, bilden sie auch in der Knospe Bindegewebe, Blutzellen, Musculatur, Zellen des äusseren Cellulosemantels und den Geschlechtsapparat. Nur Lefevre glaubte sich bei *Ecteinascidia* davon überzeugt zu haben, dass die an einer bestimmten Stelle aus dem Entoderm auswandernden Elemente sich direct zur Bildung des jugendlichen Zwitterorgans vereinigen. Würde sich diese Angabe bestätigen, so würden wenigstens in diesem einen Fall — denn etwas Aehnliches ist sonst nirgends beobachtet worden — gewisse theoretische Schwierigkeiten schwinden, die sich aus der Herkunft des Geschlechtsapparates aus ganz beliebigen Blut- oder Mesenchymelementen ergaben (vergl. p. 933, 948).

Wenn die Nährkammern als selbstständige Anhänge des Basaltheils des Blastozooids schwinden, werden ihre Mesenchymzellen vollständig in die Leibeshöhle des letzteren aufgenommen. Hier sieht man sie, oft zu umfangreichen Gruppen zusammengeballt, im Blute schweben, leicht kenntlich an den dotterschollenähnlichen Einlagerungen des Zellkörpers. Ungewiss ist, ob diese Elemente sämmtlich als Nährmaterial verbraucht werden, oder ob sie sich, wie es vielleicht nicht unwahrscheinlich ist, zum Theil wenigstens noch in bestimmte Gewebe verwandeln können.

Die vorstehenden Ausführungen zeigen, dass, soweit unsere gegenwärtigen Kenntnisse reichen, zwischen den Vorgängen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei *Perophora* und *Clavelina* bedeutende Unterschiede bestehen. Unsicherheiten über diese oder jene thatsächlichen Verhältnisse finden sich mehrfach, und auch damit muss gerechnet werden, dass Beobachtungsfehler gemacht wurden, die mit Sicherheit jetzt noch nicht nachzuweisen sind. Für Ritter und Lefevre sind die Unterschiede so bedeutend, dass sie der Ansicht zuneigen, es beständen zwischen der Knospung der *Clavelina* und *Perophora* nur äussere Aehnlichkeiten, dagegen wesentliche Verschiedenheiten, und die *Perophora*-Knospung zeige eine grössere Uebereinstimmung mit der pallealen Knospung als mit der stolonialen. Solange nicht festgestellt, wie das erste Blastozooid und der Stolo am Embryozooid sich bilden, wird eine bestimmte Stellungnahme zu dieser Frage kaum möglich sein, und ich habe daher vorläufig noch, wie es bisher fast stets geschehen ist, den Typus der stolonialen Knospung im weiteren Sinne festgehalten.

Allerdings bleibt andererseits die Frage zu beantworten, ob die stoloniale Knospung auf diejenigen Ascidien beschränkt ist, die nach Milne Edwards als „sociale" bezeichnet werden. Es möchte durchaus nicht unwahrscheinlich sein, dass der gleiche Knospungstypus noch in anderen Ascidiengruppen wiederkehrt, die sich anatomisch von *Perophora* oder *Clavelina* ganz verschieden verhalten. Freilich können alle älteren Angaben nur mit äusserster Vorsicht benutzt werden, weil Täuschungen über die Art der Knospenbildung selbst vorzüglichen Beobachtern häufig begegnet sind. Ich werde im folgenden Abschnitt ausführen, dass selbst die typisch palleale Knospung der Botrylliden lange Zeit falsch beurtheilt und für stolonial gehalten wurde. Völlig unaufgeklärt ist noch jetzt die Knospungsweise bei *Stolonica aggregata* (Tafel IX, Fig. 4), die Lacaze-Duthiers und Delage für stolonial ansehen, obwohl die systematische Stellung dieser Gattung eine andere Auffassung näher legen möchte. Aus langen, horizontalen Stolonen lässt Herdman die Knospen der *Colella* (*C. Thomsoni*) entspringen, während bei anderen, genauer untersuchten Distomiden die Blastozooide in anderer Weise sich bilden. Ganz unbekannt ist der Knospungsvorgang bei den meisten Polystyelidae, und neben pallealer Knospung erwähnen die Autoren häufig Knospen bildende Stolonen.

Trotz aller nicht zu verkennender Verschiedenheiten besteht aber doch auch eine sehr wichtige Uebereinstimmung, die sich aus der Knospenbildung aus und an den Stolonen ohne weiteres ergiebt und bei anderen Ascidien, die sich nicht stolonial vermehren, in der gleichen Weise nicht vorzukommen scheint. Wenngleich wahrscheinlich alle Individuen des Stockes, das Oozooid und die Blastozooide, in gleicher Weise die Geschlechtsorgane entwickeln, dürfte andererseits die ungeschlechtliche Fortpflanzung nur beim Embryozooid eintreten, indem nur dieses einen wahren Stolo prolifer treibt. Bei *Perophora* lässt sich zumeist am deutlichsten erkennen, wie alle Knospen immer nur an diesem Stolo entstehen, und die

alten Blastozooide sitzen an ihm, ohne selbst einen neuen Stolo bilden zu können. Wo neue Knospen oder Stolonen auftreten, geschieht dies zuweilen zwar nahe an der Basis des Blastozooids, aber doch niemals von diesem direct aus. Darnach sind also nur zwei Generationen zu unterscheiden, erstens das Embryozooid, das sich gleichzeitig geschlechtlich und ungeschlechtlich durch den Stolo vermehrt, und zweitens alle Blastozooide, die am Stolo proliferiren und Geschlechtsorgane, aber keine Knospen zur Entwickelung bringen. Die Blastozooide entstehen aber nicht gleichzeitig, sondern nach und nach zu verschiedenen Zeiten, weil der Stolo ein unbeschränktes Wachsthum hat und zeitlebens Knospen produciren kann; sie gehören zwar derselben Generation an, sind aber verschieden alt. Bei den Salpen werden wir in einer ähnlichen Weise zwei Generationen im Entwickelungscyclus auftreten sehen, nur erscheinen hier die beiden Generationen in schärferem Gegensatz, und der Stolo prolifer, der bei der Knospenbildung ganz aufgebraucht wird, erweist sich deutlich als ein dem Oozooid zugehöriges Organ. Bei den stolonial knospenden Ascidien bleibt der Stolo neben den Blastozooiden als ein besonderes Gebilde bestehen, und die an ihm sitzenden Knospen betheiligen sich, solange sie ihm organisch inniger verbunden sind, an seiner Ernährung und versorgen ihn, ebenso wie es das Oozooid thut, mit Blut und Blutzellen. Es wächst also der Stolo nicht nur und ausschliesslich von dem Oozooid aus, das ihn producirt hat, sondern in mehr oder minder hervortretender Weise auch von den Knospen aus, so dass dadurch die Unterschiede der beiden Generationen etwas weniger scharf hervortreten.

Bei manchen *Clavelina* kann es aber in der That zweifelhaft erscheinen, ob neue Knospen immer nur vom alten Stolo aus entstehen, oder ob sie nicht gelegentlich auch aus dem abdominalen Abschnitt eines Blastozooids neu hervorsprossen können und dann als eine Folgegeneration dieses letzteren betrachtet werden müssen. Das beobachtete z. B. Milne Edwards bei *Clavelina producta*, bei der einzelne Knospen selbst in der Region vor dem Herzen auftreten. Wenngleich es nahe liegen dürfte, diese Knospen als weiter nach vorn hin verlagerte, ursprünglich am Stolo selbst aufgetretene Bildungen aufzufassen, so lässt sich doch nicht in Abrede stellen, dass die Vorgänge, wie sie eben jetzt sich abspielen, so aussehen, als ob ein Thier, das selbst durch Knospung entstanden ist, neben den Geschlechtsorganen noch eine folgende Knospengeneration hervorbrächte.

2. Die palleale Knospung.

(Tafel XXXI, Fig. 4—6.)

Die palleale Knospung wurde durch Metschnikoff (1868) bei Botrylliden entdeckt und später von Ritter (1896) bei Polystyeliden (*Goodsiria dura*) nachgewiesen. Soweit unsere gegenwärtigen Kenntnisse reichen, scheint sie auf diese beiden Familien beschränkt zu sein. Das, was die Knospungsart auf den ersten Blick unterscheidet, ist die Lage der Knospen-

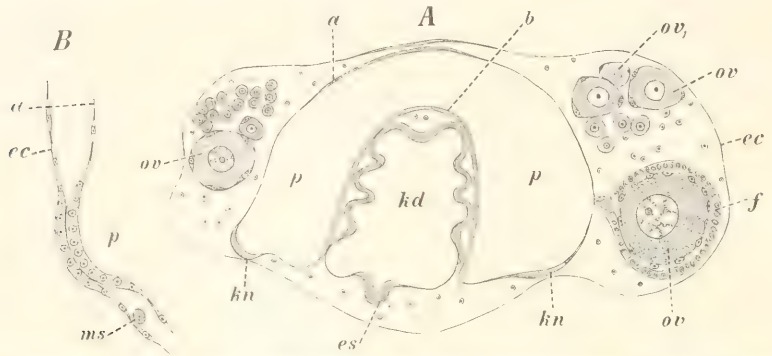
anlagen. Während sich beim ersten Typus am Hinterende der Thiere lange Stolonen entwickeln, an denen die Knospen entstehen, bilden sich diese beim zweiten Typus im vorderen Körperabschnitt, im Bereich des Kiemendarms, und zwar unmittelbar an den elterlichen Individuen. Die wesentlichste Eigenthümlichkeit besteht aber nicht sowohl in dieser Lage, als vielmehr darin, dass das Innenblatt der dreischichtigen Knospe aus der äusseren Peribranchialwand des Mutterthieres hervorgeht, und daher hat Garstang diese Knospung als atriale bezeichnet. Gerade dieses wesentliche Moment hat bereits Metschnikoff klar erkannt, und überdies wies er nach, dass die von Milne Edwards behauptete ungeschlechtliche Vermehrung durch Stolonen hier überhaupt nicht vorkommt; aber trotzdem wurde später noch häufig stoloniale Knospung bei Botrylliden behauptet. Giard nahm an, dass beide Knospungsarten nebeneinander vorkämen, und Herdman (1886) sah das Vorkommen von stolonialer Knospung als ein wichtiges Merkmal der Botrylliden an. Ich glaube, dass dieser Irrthum darauf zurückzuführen ist, dass die häufig in Rückbildung begriffenen Zooide, die bereits an Grösse abgenommen haben und mit den stoloähnlichen Mantelgefässen innig verwachsen sind, für neue Knospenanlagen gehalten wurden, die sich an und aus den erweiterten Gefässampullen entwickelt hätten. Und dazu kommt noch ein Zweites. Bancroft (1903) wies nach, dass in den Stöcken der Botrylliden (*Botrylloides Gascoi*) zu gewissen Zeiten, zur Zeit der „Aestivation", bemerkenswerthe Besonderheiten bei der Bildung der Knospen auftreten. Das Innenblatt der Knospenanlage löst sich nämlich sehr früh vom Peribranchialepithel ab und schiebt sich in den wie Mantelgefässe auftretenden Ektodermerhebungen so weit fort, dass die Knospe erst in weiter Entfernung vom Mutterthier zur Entwickelung gelangt. Aehnlich müssten sich auch viele Polystyelidae verhalten.

I. Die Herkunft der drei Knospenblätter. Die Abstammung des inneren Knospenblattes aus dem Peribranchialepithel des Mutterthieres gilt jetzt, so sehr sie auch unseren theoretischen Anschauungen zu widersprechen scheint, als eine feststehende, allgemein anerkannte Thatsache. Wenn man sich lange sträubte, sie zuzugeben, so war der Grund der, dass dann jede Continuität der Keimblätter zwischen dem Embryozooid und dem Blastozooid verschwand und die Homologie der beiden Primärblätter völlig in Frage gestellt schien. Wie oben (p. 807 fg.) ausgeführt wurde, entsteht die Peribranchialwandung im Embryo ektodermal; aus dieser aber bildet sich das Innenblatt der Knospe, das sich bei der weiteren Entwickelung so verhält, wie das Knospenentoderm, und das den Kiemendarm, Verdauungstractus u. s. w. hervorgehen lässt. Nimmt man aber mit Pizon an, dass die gesammten Peribranchialwandungen des Oozooids aus dem Entoderm des Embryos sich bilden (vergl. p. 806), so wird wohl der Vorgang der Entodermentstehung in den Pallealknospen verständlicher, aber andererseits tritt dann als ein noch auffallenderer Unterschied der hervor, dass im Gegensatz zu Botrylliden

bei allen anderen Ascidienembryonen die Peribranchialräume ektodermal sind. Dann würde dasselbe Organ nicht sowohl in Embryonen und Knospen, als vielmehr bei verschiedenen Embryonen aus diesem oder jenem Keimblatt entstehen, und von der alten Lehre der Homologie der Keimblätter wäre dann erst recht ein wesentliches Stück zertrümmert.

Völlig in Uebereinstimmung steht aber mit den herkömmlichen Anschauungen die Abstammung des äusseren Knospenblattes und des Mesoderms des Blastozooids. Das Ektoderm der Knospe entsteht als eine buckelförmige Ausstülpung des Hautepithels des Mutterthieres und ist von einer Schicht des äusseren Cellulosemantels überzogen. Schon bevor die Ausstülpung hervortrat, erwies sich an der betreffenden Stelle die einschichtige Lage des an den anderen Stellen ziemlich flachen Ektoderm-

Fig. 200.



A — Querschnitt durch ein Blastozooid von *Botryllus (violaceus?)* beim Beginn der Knospung. $^{115}/_{1}$. *B* = Wenig ältere Knospe im Durchschnitt. $^{396}/_{1}$.
a = Aeusseres, *b* = inneres Peribranchialepithel; *ec* = Ektoderm; *es* = Endostyl; *f* = Follikel; *kd* = Kiemendarm; *kn* = Knospenanlage; *ms* = Mesenchym; *p* = Peribranchialraum; *ov* = Eizellen; ov_1 = rückgebildete Eizellen.

epithels ein wenig verdickt; aber erst wenn sich die buckelförmige Erhebung zeigt (Textfig. 200*B*) wird die Verdickung beträchtlicher, so dass das Knospenektoderm gegenüber dem flachen Hautepithel des Mutterthieres sehr auffällt. Bemerkenswerth ist, dass das Auftreten einer Knospe sich zuerst durch eine Verdickung des äusseren Peribranchialepithels verräth, während das Ektoderm noch völlig unverändert über diese Stelle hinwegzieht (Textfig. 200*A*). Diese Erscheinung zeigt sich in ganz übereinstimmender Weise sowohl bei allen späteren Knospenbildungen an den Blastozooiden, als auch bei der embryonalen Knospung des Oozooids. Die Region der Peribranchialwand, die zum inneren Knospenblatt wird, war in jüngeren Blastozooiden vor Beginn der Knospung bereits ganz abgeflacht und hat erst später den embryonalen Charakter eines plasmareichen cubischen oder cylindrischen Epithels wiedererlangt, genau so, wie es auch im Ektoderm der Fall ist. An Botrylliden lässt sich dieses Verhalten leicht feststellen, und das Gleiche beobachtete Ritter bei *Goodsiria dura*. Aus diesen Befunden ergiebt sich die bedeutungsvolle That-

sache, dass das Zellmaterial für die pallealen Knospen sich nicht als embryonales, unverändertes Epithelgewebe von Generation zu Generation überträgt, sondern bei jedem Auftreten einer neuen Knospe aus dem somatischen, bestimmt differenzirten Gewebe sich bildet und sondert.

Das Mesoderm für die Knospen gelangt aus der Leibeshöhle und den Blutbahnen des Mutterthieres in die zwischen den beiden Epithelien sich ausbreitende Knospenhöhle und entsteht demnach aus dem mütterlichen Mesenchym. Bei der frühesten Bildung des Stockes, in den ersten ungeschlechtlich entstehenden Generationen, beobachtet man zwischen den in die Knospen einwandernden Mesenchymzellen zumeist noch keine deutlich differenzirten Geschlechtszellen; wohl aber ist das später in grösseren Stöcken zur Zeit der Geschlechtsreife der Fall, und jede Knospe erhält dann gleich vom Mutterthier einige grössere Eizellen. Neben diesen weiblichen Sexualzellen treten noch eine Anzahl kleinerer Elemente in die Knospe ein, und Pizon glaubt, dass sich unter diesen auch die zu Ursamenzellen werdenden befinden, die erst in der folgenden Knospengeneration ihre Entwickelung vollenden. Ist die Geschlechtsreife vorüber oder noch nicht nahe bevorstehend, so zeigen alle jüngeren Knospen noch keine deutlich specialisirten Mesodermzellen. Derartige Cormen könnten leicht für ungeschlechtlich gehalten werden. Ich habe oben (p. 936) bereits betont, dass nach den Angaben Pizon's nicht das ganze Mesenchym der Knospe vom Mutterthier her übernommen wird, sondern nur der eine Theil, während sich der andere in jeder Knospenanlage selbstständig aus dem Ektoderm entwickeln soll.

Die dreischichtige Knospenanlage gewinnt bald eine birnförmige Gestalt, indem ihr freies Ende sich kolbenförmig verdickt, das proximale stielförmig verjüngt. Es scheint, dass der Knospenstiel, der die Verbindung zum Mutterthier herstellt, sich häufig lange Zeit erhält. Wenn er sich auch zuweilen sehr bald vom Mutterthier abschnürt, so bleibt die Knospenanlage deshalb häufig doch nicht von den anderen Individuen des Stockes getrennt, denn zumeist beginnt sie sehr früh mit der Bildung der Mantelgefässe, und diese verbinden sich den benachbarten Gefässen der älteren Knospen, so dass auf diese Weise die Einzelthiere, ältere und jüngere, durch ein coloniales Gefässsystem schon sehr früh in einen innigen organischen Zusammenhang gesetzt werden (vergl. Textfigur 196, p. 975). Es liegt auf der Hand, dass auf diesem Wege der sich ausbildenden Knospe viel geeignetes Nährmaterial zugeführt wird und eine raschere Entwickelung erzielt werden kann. Auch das Material älterer, zerfallender Blastozooide gelangt in die Mantelgefässe und fliesst den in Bildung begriffenen als Nährmaterial zu. Solange freilich der Knospenstiel noch besteht, kann und muss auch durch diesen dem Blastozooid vom Mutterthier aus direct Nährsubstanz zugeführt werden. Es scheint, dass frühe Knospengenerationen, die sich am Oozooid oder den ersten Blastozooiden des Stockes ausbilden, besonders lange durch einen mächtigeren Stiel dem Mutterthier verbunden bleiben, um auf diese Weise

leichter die Nährmasse aufnehmen zu können, die aus dem Zerfall der vorhergehenden Generationen resultirt (Textfig. 201*A*, p. 1007). Nach Pizon soll sogar der Knospenstiel sich dauernd erhalten und nach der Rückbildung des Mutterthieres zu einem Mantelgefäss werden, das die Knospe, solange sie lebt, mit dem gemeinsamen Mantelgefässsystem des Stockes verbindet.

II. Die Umbildung der dreiblätterigen Knospenanlage zur Ascidienform bei den Botrylliden bietet gegenüber den im vorigen Abschnitt für die socialen Ascidien beschriebenen Vorgängen nur wenig Besonderheiten. Hier wie dort sind nicht alle Erscheinungen in völlig befriedigender Weise aufgeklärt, wenn immerhin in den meisten Fällen ziemlich sicher zu erkennen ist, wie die noch jetzt bestehenden Controversen sich lösen werden.

Das Ektoderm scheint hier, wie überall, seine Betheiligung an der Blastozooidbildung lediglich darin zu bekunden, dass es die Leibeswand darstellt, die einschichtig bleibt und sich nach und nach vollkommen abflacht. An der Ausscheidung der cellulosehaltigen Substanz des gemeinsamen Mantels wird es sich in der gleichen Weise wie überall betheiligen, und ebenso wird es sich einstülpen, um die Mundbucht und die Egestionsöffnung auszukleiden. Oka und Pizon, und Garstang schliesst sich ihnen an, lassen überdies an einer bestimmten Stelle das Ektodermepithel der Knospe in Wucherung eintreten und auf diese Weise Zellen proliferiren, die das Gehirnganglion — nicht aber das ganze Dorsalrohr — zusammensetzen. Es stehen aber diese Angaben, wie weiter unten gezeigt wird, im Gegensatz zu fast allen anderen neuesten Befunden, so dass ich nicht zweifle, dass sie auf einem Irrthum beruhen. Auch bei der Bildung der Geschlechtsorgane soll sich nach Pizon das Knospenektoderm betheiligen. Ich habe dieser eigenartigen Auffassung Pizon's schon an einer früheren Stelle dieses Buches gedacht (p. 936 fg.) und kann daher hier ohne weiteres darauf verweisen. Es scheint mir aber nicht gerade sehr wahrscheinlich, dass dem Ektoderm eine derartige Bedeutung zukommen möchte.

Von der weitgehendsten Wichtigkeit für den Aufbau des Blastozooids ist die Innenblase, die wir trotz des ektodermalen Ursprungs am Oozooid als Knospenentoderm bezeichnen müssen. Die ersten Veränderungen im Entoderm werden durch die Bildung der Peribranchialräume beherrscht. Zuerst bilden sich an der Entodermblase, noch bevor sie sich von der mütterlichen Peribranchialwand vollkommen abgeschnürt hat, zwei seitliche Divertikel, der eine rechts, der andere links. Die Einschnürung beginnt, wie schon Kowalevsky für zahlreiche andere Ascidien festgestellt hat, vorn und schreitet nach dem Hinterende zu fort. So wie es Seeliger, Ritter und Lefevre bei der stolonialen Knospung angetroffen hatten, im Gegensatz zu der Behauptung von Van Beneden, schnürt sich nicht jeder der beiden Divertikel zu einem selbstständigen Peribranchialraum ab, sondern am Hinterende sind beide von allem Anfang

an und jederzeit durch die dorsale Cloake miteinander verbunden, und diese öffnet sich mit weiter Mündung in den Hinterabschnitt des Kiemendarms (vergl. hier die ganz übereinstimmende Abbildung für *Perophora* in Textfig. 197 *B*, p. 983). Hier, dorsal hinten, bleibt längere Zeit die einzige unpaarige Verbindung zwischen dem Branchial- und dem Atrialraum bestehen; wenn sie sich endlich vollkommen schliesst, sind gleichzeitig auch die Peribranchialräume und die sie verbindende Cloake zur Sonderung gelangt, und zu keiner Zeit bestanden zwei getrennte Peribranchialräume unabhängig nebeneinander (Hjort).

Als Anlage des gesammten nervösen Apparates entsteht dorsal in der Medianebene das Dorsalrohr von der Entodermblase aus. Der Vordertheil erweitert sich trichterförmig und behält als Flimmergrube dauernden Zusammenhang mit dem vordersten Kiemendarmende. Durch spätere Wucherung der Dorsalrohrwand bilden sich das Ganglion und die Neuraldrüse. Wie zuerst Oka (1892) richtig erkannt und dann Hjort (1893) bestätigt hat, öffnet sich bei Botrylliden das dorsale Nervenrohr nicht nur vorn durch die Flimmergrube in den Kiemendarm, sondern auch am Hinterende, und zwar in den Peribranchialraum, resp. in die Cloake. Diese hintere Verbindungsstelle schliesst sich später bald wieder. Diese eigenthümlichen Lagebeziehungen des Dorsalrohrs lassen sich nur daraus erklären, dass alle die eben behandelten Organe aus der Entodermblase der Knospenanlage sich differenziren. Bei *Goodsiria dura* konnte Ritter eine hintere Oeffnung des Dorsalrohrs mit Sicherheit nicht nachweisen. Er fand zwar das Hinterende stets blind geschlossen, hält es aber doch nicht für unmöglich, dass auf früheren Stadien eine Verbindung mit den Atrialräumen bestanden haben könnte. Auch davon konnte sich Ritter nicht überzeugen, dass das Ganglion, das bei allen diesen Formen ventral von der Flimmergrube liegt, direct durch Wucherung des Dorsalrohrs sich bildet. Vielmehr glaubte er, dass es aus der in letzter Instanz aus dem Entoderm stammenden Zellmasse hervorgeht, die die letzte Verbindung zwischen dem Dorsalrohr und dem Kiemendarm herstellt. Eine Neuraldrüse hat Ritter bei *Goodsiria dura* überhaupt nicht aufgefunden.

Gegenüber dem Dorsalrohr zeigt sich früh im Kiemendarm die Verdickung des Endostyls. Am Hinterende stülpt sich, zunächst als zapfen- oder hakenförmiger Fortsatz, der Verdauungstractus aus. Bei *Goodsiria* bildet sich die Darmanlage etwas mehr ventral und nicht so weit hinten wie bei *Botryllus* (Ritter).

Das primäre Herzbläschen haben Pizon bei Botrylliden und Ritter bei Polystyeliden (*Goodsiria*) als eine winzige Entodermausstülpung auftreten sehen. Die Peribranchialräume waren noch nicht gesondert, es liess sich aber nicht sicher feststellen, ob das Herzbläschen nicht genau an der Stelle des Knospenentoderms sich bildet, an der später der Peribranchialraum sich abschnürt. Die Bildung von Herz und Pericard bietet keine Besonderheiten; ein Zusammenhang mit einem Gebilde, das als Epicard bezeichnet werden könnte, besteht nicht.

Aus dem Mesenchym der Knospenanlage gehen das Bindegewebe, die Musculatur, die Blut-, Mantel- und Geschlechtszellen hervor. Besonderheiten scheinen nach den Angaben Pizon's darin zu bestehen, dass, wie schon oben erwähnt wurde, bei Botrylliden das Mesenchym in der jungen Knospenanlage einen doppelten Ursprung besitzt, indem es zum Theil vom mütterlichen Mesenchym, zum Theil von einer erst in der Knospe selbst entstehenden Neubildung abstammt. Diese erweist sich als eine median verlaufende dorsale Verdickung oder Wucherung des Ektodermepithels, die Pizon als „bande médio-dorsale" oder „bande mésodermique" bezeichnet. Von ihr lösen sich freie Mesenchymzellen ab, die — stets aber erst in der folgenden Knospengeneration — an der Bildung der Zwitterorgane sich betheiligen. Inwieweit die verschiedenen mesodermalen Gewebe der Blastozooide aus den auf die eine oder andere Weise entstandenen Mesenchymzellen sich aufbauen, liess sich im Detail nicht feststellen. Auffallend erscheint das bereits an anderer Stelle hervorgehobene Verhalten der Geschlechtszellen (p. 936 u. 1002). Schon zwischen den vom Mutterthier in die Knospenhöhle einwandernden Mesenchymzellen trifft man bei Botrylliden deutlich differenzirte weibliche Sexualzellen an; aber nur in älteren Stöcken zur Zeit der Geschlechtsreife der betreffenden Art erlangen die Zellen in der Knospe eine bedeutendere Grösse. Bei *Goodsiria dura* scheinen auf den frühesten Knospungsstadien niemals Geschlechtszellen unterscheidbar zu sein, wenigstens sah sie Ritter erst in den Blastozooiden, deren Ausbildung weit vorgeschritten war. Pizon hat zuweilen, aber nicht immer, bereits im Oozooid von *Botryllus smaragdus* und *Botrylloides rubrum* sehr kleine weibliche Sexualzellen beobachtet, die mit dem Mesenchym in die erste Knospe übertraten, aber niemals in dieser, sondern immer erst in einer späteren Knospengeneration ihre Reife erlangen und befruchtet werden (vergl. den folgenden III. Abschnitt).

III. Die Bildung des Botryllidenstockes. Das Auftreten der ersten Knospe am Oozooid und die Entstehung der folgenden Knospengenerationen bei Botrylliden wurde zwar schon von Krohn (1869) beobachtet, allein erst Pizon hat in einer Anzahl neuerer Untersuchungen (1892, 1899, 1900) die Bildung des Stockes in einer im Wesentlichen befriedigenden und erschöpfenden Weise behandelt. Besonders eingehend bespricht er die Wanderung der Sexualzellen, auf die schon frühere Autoren, besonders Della Valle, hingewiesen hatten; aber ich glaube, dass gerade in dieser Beziehung, wie ich schon oben (p. 937) bemerkt habe, eine Revision der Thatsachen erwünscht wäre; denn es scheint mir fraglich, ob wirklich ein Theil der Geschlechtszellen aus freien mesenchymatösen Wanderzellen, ein anderer von der „bande mésodermique", d. h. vom Ektoderm herstammt.

Am genauesten hat Pizon die erste Knospenbildung bei *Botrylloides rubrum* und *Botryllus Schlosseri* beobachtet. Bei diesen und manchen anderen Botrylliden beginnt bereits der Embryo mit der Anlage der

Knospen, und zwar bilden sich, genau so wie bei der späteren Knospung der Blastozooide, als erstes Anzeichen paarige Verdickungen der Peribranchialwände. Links bleibt die Verdickung eine Zeitlang bestehen, dann schwindet sie wieder, denn das Oozooid entwickelt nur einseitig rechts eine Knospe. Gegenüber der symmetrischen Anlage erscheint die asymmetrische Ausbildung der einen und die frühzeitige Rückbildung der andern Knospe gewiss sehr auffallend. Pizon erklärt diese Vorgänge durch die linksseitige Verlagerung des Verdauungstractus in jungen Oozooiden (Fig. 2, Tafel XI). Die Folge sei, dass zur Ausbildung der linken Knospe der nothwendige Raum und die günstigen Bedingungen fehlen; wenn später die Darmschleife eine normale mediane Lage wiedergewonnen hat, ist die linke Knospenanlage bereits rückgebildet oder doch wenigstens nicht mehr entwickelungsfähig. Rechts aber erhebt sich die verdickte Region der Peribranchialwand zu einem gestielten Bläschen, und über diesem wölbt sich eine Ausstülpung der ektodermalen Leibeswand des Oozooids. Mesenchymzellen wandern in die Knospenhöhle ein, so dass eine dreiblätterige Blastozooidanlage gebildet ist, die der oben beschriebenen durchaus gleicht. Nur grössere Sexualzellen sind in dieser ersten Knospengeneration noch nicht zu entdecken, obwohl Pizon bereits im Oozooid kleine Eizellen antraf, die als Mesenchym in die erste Knospe übertraten. Ist diese etwas weiter entwickelt, so dass der Ascidientypus in ihr zu erkennen ist, so zeigt sich sofort ein bemerkenswerther Unterschied zwischen dem Oozooid und dem ersten Blastozooid. Die Kiemenspalten des Blastozooids sind kleine, länglichrunde Perforationen und stehen in mehreren, gewöhnlich in vier, Querreihen angeordnet (vergl. p. 869).*) Es scheint, dass in dieser Beziehung das erste Blastozooid allen folgenden Knospengenerationen völlig gleicht. Nur in der von Pizon gegebenen und hier in Textfig. 196, p. 975 reproducirten Abbildung des *Botrylloides rubrum* tragen die ersten Knospen an den Oozooiden statt der Spaltenreihen querschlitzförmige Spiracula (vergl. auch oben, p. 888). Die Oozooide zeigen aber ein ganz anderes Aussehen des Kiemenkorbes, als alle anderen Knospen. So wie in den Jugendformen der Monascidien (p. 882 fg.), ist der Kiemendarm von einer geringen Zahl hintereinander liegenden, quer verlaufenden Spaltenschlitzen durchbrochen. Bei *Botryllus Schlosseri* und *B. violaceus* scheinen jederseits nur fünf, bei *Botrylloides rubrum* sieben Spalten vorhanden zu sein. Im Gegensatz zu den Monascidien und im Unterschied zu Garstang's Befunden an *Botryllus aurolineatus* (vergl. oben, p. 903), scheint aber nach Pizon eine Zerlegung der grossen Querspalten des Oozooids niemals einzutreten, sondern es beginnt die Rückbildung des Kiemendarms im ersten Thier des Stockes, wenn noch die Primärspalten ungetheilt sind. Ist das zutreffend, so erweist

*) Nur für *Botryllus violaceus* behauptet Pizon (1892, p. 74), dass bereits im Embryo jederseits zwei Reihen mit je vier Spalten auftreten, die sich in der altbekannten, schon durch Kowalevsky und Della Valle beschriebenen Weise bilden sollen.

sich der Unterschied zwischen dem Oozooid und den Blastozooiden bemerkenswerther, als sich nach Garstang's Angaben vermuthen liess, denn es handelt sich dann nicht nur um eine Verschiedenheit der Entwickelungsweise der Kiemenspalten in beiden Generationen, sondern um Unterschiede der Endformen. Das Embryozooid der Botrylliden verharrt dann auf einem den Jugendformen der Monascidien entsprechenden Stadium, oder, vielleicht zutreffender ausgedrückt, es tritt in die Rückbildung ein, ohne die Entwickelung der Kieme zu vollenden. Nur die ungeschlechtlich entstandenen Blastozooide erreichen die wahre Botryllidenform, während sie die Kiemen auf einem cänogenetisch verkürzten Wege zur Ausbildung bringen und die Spiracula nicht erst durch Theilung von Querspalten, sondern als selbstständige Perforationen direct entstehen lassen.

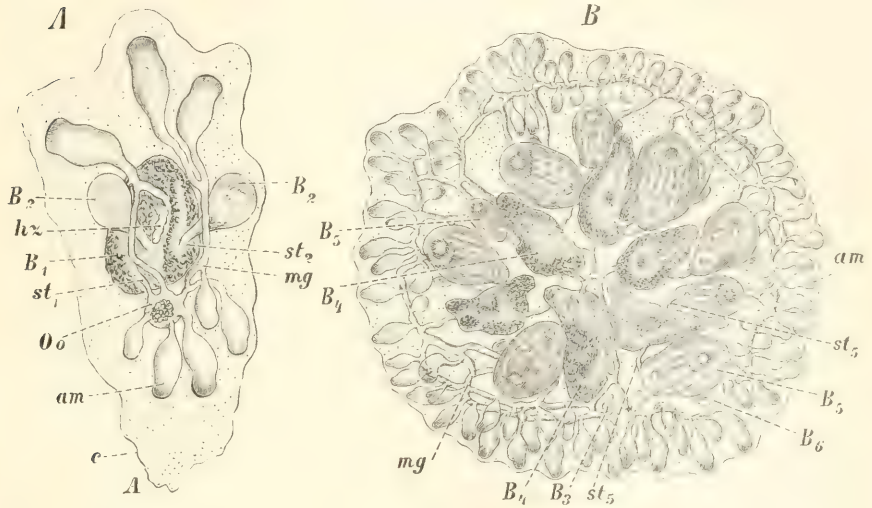
Stets bleibt das Oozooid der Botrylliden ungeschlechtlich, denn wenn auch gelegentlich kleine weibliche Sexualzellen sich zeigen, so wandern diese doch immer passiv mit dem Blutstrom in die Knospe und von dieser in die folgenden Knospengenerationen, um erst später in diesen ihre Reife zu erlangen und befruchtet zu werden. Die erste Generation der Botrylliden, das Oozooid, verhält sich also genau so, wie die sog. Amme der Tunicaten, die typischen Generationswechsel aufweisen. Sie unterscheidet sich von allen Blastozooiden so auffallend, dass sie, wenn man ihre Zusammengehörigkeit nicht kennte und sie für eine selbstständige Form hielte, gewiss für eine ganz verschiedene neue Gattung angesehen werden würde. Dass aber bei den Botrylliden kein regelmässiger Generationswechsel vorkommt, liegt daran, dass die Blastozooide in unbeschränkter Zahl der Generationen sich folgen und, mit Ausnahme der wenigen ersten, alle gleichzeitig geschlechtlich und ungeschlechtlich sich fortpflanzen können.

Während das erste Blastozooid sich ausbildet, erfährt das Oozooid eine Rückbildung. Die Lebensdauer der ersten Generation währt daher nur kurz. Pizon berechnet für *Botryllus Schlosseri* die Zeit des freien Larvenlebens auf zwei Tage und einige Stunden; nach der Festsetzung entwickelt sich das Oozooid etwa vier Tage lang in aufsteigender Richtung, dann tritt es in Rückbildung ein, und diese ist nach weiteren drei Tagen so weit fortgeschritten, dass das Herz zu schlagen aufhört. Nicht nur bei der Rückbildung des Embryozooids, sondern auch bei der der Blastozooide wiederholt sich die merkwürdige Erscheinung, dass das Herz von allen Organen am längsten sich lebensfähig erhält. Kiemen und Darmcanal sind schon längst in die einzelnen zelligen Elemente oder in Zellgruppen zerfallen, wenn das Herz noch vollkommen intact erhalten ist und regelmässige Pulsationen ausführt (vergl. oben, p. 530). Auf diese Weise werden die Zerfallproducte des Körpers mit dem Blutstrom in die Mantelgefässe und in die Gefässampullen gepumpt und auch den neu sich bildenden Knospen als Nährmaterial zugeführt. Nachdem das sich auflösende Oozooid seine Herzthätigkeit eingestellt hat, erscheint es wie ein grosser, zellenerfüllter Anhang der Mantelgefässe neben der in-

zwischen vollständig zur Ausbildung gelangten ersten Knospe. Erst sehr allmählich schwindet es vollständig; noch 12 Tage nach der Festsetzung der Larve sind die Reste des Innenkörpers als ein kleiner, mitten in den colonialen Mantelgefässen liegender Zellhaufen nachzuweisen, während das ursprüngliche Hautepithel wie eine blasenförmige Erweiterung des Mantelgefässapparates erscheint (Textfig. 201 *A*).

Die Entwickelung des ersten Blastozooids vollendet sich in der oben für alle pallealen Knospen als charakteristisch beschriebenen Weise. Auf der Höhe der Ausbildung ist die erste Knospe angelangt ungefähr zehn Tage nach dem Ausschlüpfen der mütterlichen Larve, die mit der un-

Fig. 201.



A = Junge Colonie von *Botryllus Schlosseri*, 12 Tage nach der Festsetzung der Larve. *B* = Eine beträchtlich ältere Colonie derselben Species. (Nach Pizon.)
am = Ampullenförmige Erweiterungen der Mantelgefässe; B_1—B_6 = die Blastozooide der sechs ersten Knospengenerationen; *c* = Cellulosemantel der Colonie; *hz* = Herz; *mg* = Mantelgefässe; *Oo* = Oozooid oder Embryozooid, aus dem befruchteten Ei entstanden; st_1—st_5 = Stiel für die Knospen der ersten bis fünften Generation.

geschlechtlichen Fortpflanzung bereits begonnen hatte. Vier bis fünf Tage lebt das Blastozooid voll ausgebildet, dann tritt die Rückbildung ein, die in ganz ähnlicher Weise verläuft, wie die des Embryozooids. Noch etwa drei bis vier Tage nachher schlägt das Herz inmitten des aufgelösten Körpers des Blastozooids. Die gesammte Lebensdauer der zweiten Generation des Stockes von *Botryllus Schlosseri* bestimmt sich damit auf 18 bis 19 Tage; in einigen anderen Fällen fand sie Pizon auf 20—24 Tage verlängert. Bei *Botrylloides rubrum* dauert die Knospenentwickelung nicht unbeträchtlich länger. Pizon beobachtete die Entwickelung der späteren Blastozooidgenerationen und bestimmte die Zeitdauer vom Auftreten der Knospenerhebung bis zum Beginn der Rückbildung auf vier bis fünf Wochen.

Bis alle Reste eines Blastozooids völlig aufgesaugt sind, vergeht wohl mindestens noch eine weitere Woche.

Wenn das erste Blastozooid von der definitiven Ausbildungsstufe noch weit entfernt ist, treten seine beiden paarigen Knospen, die sich sehr früh angelegt haben, bereits als deutliche Erhebungen hervor (Fig. 2, Tafel XI; Textfig. 196, p. 975), und wenn es in die Rückbildung eingetreten ist, lassen die beiden, die dritte Generation des Stockes darstellenden Individuen bereits den typischen Ascidienbau erkennen (Textfigur 201 *A*). In dem Maasse, in dem sich die beiden Thiere der dritten Generation (B_2) vergrössern, schwindet das Blastozooid der vorhergehenden Generation, und ebenso erfahren die beiden Blastozooide B_2 später eine Rückbildung, wenn die vier Knospen der vierten Generation (B_3), die von ihnen erzeugt worden sind, eine bestimmte Grösse erreichen. Bei *Botryllus* haben die Knospen erst ungefähr $^1/_4$ der vollen Grösse erreicht, wenn die Rückbildungserscheinungen im Mutterthier sich bemerkbar zu machen beginnen. In regelmässigem Wechsel folgen einander auch weiterhin die Neubildung von Knospen und die Rückbildung der alten Thiere. Gewöhnlich erzeugt jedes Blastozooid zwei Knospen, jederseits eine, so dass in der fünften Generation acht Blastozooide (B_4), in der sechsten 16 (B_5) entstehen. Doch zeigen sich bemerkenswerthe Verschiedenheiten, indem nicht immer jederseits ein Blastozooid sich bildet, sondern häufig nur auf einer Seite, sei es auf der rechten oder linken. Aus den von Pizon gegebenen Abbildungen lässt sich wenigstens nicht entnehmen, dass die unpaare Knospe immer nur an derselben Körperseite auftreten könne, während Oka die einzige Knospe stets rechts sitzend fand. Dann sinkt die Zahl der Individuen in einer jüngeren Generation unter die normale Höhe herab. So finden sich in der in Textfig. 201 *B* abgebildeten Colonie nur sechs (statt acht) Blastozooide der fünften Generation (B_4), die aber bereits alle weit rückgebildet sind; Individuen der sechsten Generation zählt man sogar nur neun (statt der normalen 16), und diese sind überdies in ihrer Grösse zum Theil sehr verschieden. Andererseits kann aber auch die Individuenzahl einer Generation das normale Maass übertreffen, wenn mehr als zwei Knospen an einem Blastozooid entstehen. In älteren Stöcken scheint das bei manchen Arten sehr häufig der Fall zu sein. So fand Oka bei einem an der japanischen Küste gesammelten *Botryllus* oft fünf und auch sechs Knospen an einem Blastozooid. Bei gerader Zahl der Knospen sind diese links und rechts symmetrisch vertheilt, bei ungerader Zahl trägt die rechte Körperseite ein Blastozooid mehr als die linke.

Wenn die Zahl der Individuen im Stock eine bestimmte Grösse erreicht hat, ordnen sich die Thiere zu einem bestimmten System an (p. 177 fg.), indem sie in mehr oder minder regelmässiger Weise eine gemeinsame Cloakenhöhle umstellen und ihre Einzelcloaken in diese öffnen. Nach Krohn bildet sich das erste System, wenn vier Individuen, die der vierten Generation angehören, entstanden sind. Bei manchen Botrylliden treten

aber erst die Thiere der folgenden, fünften Generation zum ersten System zusammen, und wenn diese sich rückbilden, treten die der sechsten Generation angehörenden Blastozooide B_5 an ihre Stelle (Textfig. 201 *B*). Da in jeder folgenden Generation die Zahl der Individuen zunimmt, wenn nicht ausnahmsweise frühzeitige Rückbildungen von Blastozooiden, die noch keine Knospen gebildet haben, eintreten, finden die Thiere bald in einem System nicht alle Platz, und es entsteht ein zweites System. Pizon (1899) hat vor einigen Jahren die Entwickelung eines Stockes von *Botrylloides rubrum* sehr eingehend verfolgt. In den Aquarien halten die auf Algen festsitzenden Botryllidenstöckchen nur kurze Zeit gut aus. Nach Uebertragung des abgelösten Stöckchens auf eine Glasplatte gelang es Pizon, die Colonie über $^1/_4$ Jahr am Leben zu erhalten und die Vermehrung der Blastozooide, das Wachsthum des Stockes und die Bildung der Systeme festzustellen. Seine Ergebnisse und im Besonderen die die Vermehrung betreffenden Zahlen werden nicht ohne weiteres verallgemeinert werden dürfen, denn es erwies die Beobachtung an einem zweiten Stock, dass sehr weitgehende individuelle Verschiedenheiten vorkommen. Immerhin sind die Befunde von grossem Interesse, so dass ich hier wenigstens auf einige Punkte noch speciell hinweisen möchte.

Ein *Botrylloides*-Stock bestand am 1. Februar aus 12 erwachsenen Blastozooiden, die wahrscheinlich der sechsten oder vielleicht einer der nächstfolgenden Generation angehörten. Die 12 Individuen waren in einem Kreise angeordnet, bildeten aber nicht ein einziges System, sondern, da zwei gemeinsame Cloakenhöhlen vorhanden waren, zwei dicht nebeneinander gelagerte halbkreisförmige Systeme. Am 8. Mai betrug die Zahl der entwickelten Blastozooide 182, und inzwischen war siebenmal Vermehrung durch Knospung erfolgt; die Zahl der Individuen stieg aber in den aufeinander folgenden Generationen ganz unregelmässig. Schon bei der ersten Vermehrung der 12 ältesten Blastozooide bilden sich nicht nur 24, sondern 31 Knospen. Von diesen wird eine sehr früh rückgebildet, so dass nur 30 das ausgebildete Stadium erreichen. Sieben von den 12 ältesten Thieren müssen daher nicht nur das normale Knospenpaar, sondern drei Knospen zur Entwickelung gebracht haben. Die 30 Blastozooide des zweiten Stadiums, die sich später sämmtlich, so wie die 12 des ersten, gänzlich rückbilden, erzeugen aber nur 44 statt der normalerweise zu erwartenden 60 Knospen, und von diesen 44 erreichen nur 33 das erwachsene Stadium, während 11 sich sehr früh rückbilden, so dass also in dieser neuen Generation nur eine sehr geringe Vermehrung der Individuen erzielt wird. Um in meiner Darstellung nicht zu breit zu werden, beschränke ich mich hier darauf, die folgende kleine Tabelle zu geben, aus der der allgemeine Verlauf der Bildung des Stockes zur Genüge ersichtlich sein dürfte:

1. Stadium: 12 erwachsene Blastozooide.
2. Stadium: 30 entwickelte Blastozooide (+ 1 Knospe auf Jugendstadium rückgebildet).

3. Stadium: 33 Blastozooide (+ 11 frühzeitig rückgebildete Knospen).
4. Stadium: 46 Blastozooide (+ 6 frühzeitig rückgebildete Knospen).
5. Stadium: 54 Blastozooide (+ circa 15 rückgebildete Knospenanlagen).
6. Stadium: 83 Blastozooide (+ 11 rückgebildete Knospen).
7. Stadium: 130 Blastozooide (+ 12 rückgebildete Knospen).
8. Stadium: 182 Blastozooide.

Ein zweiter grösserer Stock, besass am 1. Februar 82 Individuen und zählte am 1. April 610, nachdem viermal ungeschlechtliche Fortpflanzung eingetreten war und die Blastozooide der vier vorhergehenden Generationen sich sämmtlich rückgebildet hatten.

Während dieser Vermehrungen wächst die Zahl der Systeme, aber es ist bemerkenswerth, dass auf gewissen Zwischenstadien, wie im Polystyelidenstock, alle Individuen fast ganz ungeordnet nebeneinander zu liegen scheinen und deutliche Systeme dann überhaupt nicht nachzuweisen sind. Erst später treten sie wieder auf, aber in anderer Zahl und Vertheilung wie auf früheren Stadien. Wie schon Krohn richtig erkannt hatte, verbinden sich gelegentlich auch zwei anfänglich getrennte Systeme später zu einem einheitlichen grösseren.

Obwohl die ältesten von Pizon im Frühjahr beobachteten Stöcke bereits eine ziemlich ansehnliche Grösse erreicht hatten und aus Blastozooiden bestanden, die um mehr als ein Dutzend Generationen vom Oozooid entfernt waren, fanden sich doch niemals bereits reife Sexualzellen. Erst im Juli beginnt die Geschlechtsreife dieses *Botrylloides*, und dann tragen bereits jüngere Generationen in kleineren Stöcken reife Eier und Spermatozoen. Obwohl kleine, unreife weibliche Geschlechtszellen schon im Oozooid auftreten können (p. 1004) und diese in die erste und in die folgenden Knospengenerationen hinüberwandern, dauert es selbst in den Sommermonaten längere Zeit, bis die Geschlechtszellen ihre volle Reife in einer späteren Generation erlangen. Noch in der vierten und fünften Generation des Stockes (B_3 und B_4) sind die paarigen Zwitterdrüsen rudimentär und stellen kleine Zellhaufen dar, in denen nur weibliche Sexualzellen als solche mit Sicherheit zu unterscheiden sind. Von diesen Zellgruppen treten, so wie bei allen Knospungen, Elemente in die folgende, sechste Generation (B_5) hinüber, und in dieser sah Pizon bei *Botryllus aurolineatus* zum ersten Male reife Geschlechtszellen, und zwar jederseits einen reifen Hoden, aber noch keine vollreifen Eizellen, sondern nur kleinere weibliche Sexualzellen. Diese letzteren erlangen erst in der folgenden, siebenten Generation ihre Befruchtungsfähigkeit, und von da an findet man in den Blastozooiden Embryonen und reife Hoden, kurz voll entwickelte Zwitterorgane. Stets aber scheinen in jedem dieser zuerst die Eier und dann erst die Hoden zu reifen. Wenn Krohn bereits in der vierten Generation von *Botryllus* reife Eier antraf, so ist es mir doch zweifelhaft, ob wir berechtigt sind, diese Angabe mit Pizon lediglich auf einen Beobachtungsfehler zurückzuführen. Es scheint mir sehr wohl glaublich,

dass an anderen Orten und zu besonders günstigen Zeiten die Eireifung bereits in jüngeren Stöcken eintreten könnte. Auch Pizon erwähnt, dass in alten Stöcken die jungen Sexualzellen durch höchstens drei oder vier Generationen hindurchtreten, bis sie geschlechtsreif werden, während sie vom Oozooid an in jungen Colonien sechs bis sieben Knospengenerationen durchwandern sollen.

Da bei den Botrylliden, abgesehen von der ersten, nur Hoden entwickelnden geschlechtlichen Generation B_5, die Zwitterorgane stets dichogam sich entwickeln und Protogynie besteht (p. 624 fg.), glaubte Krohn, dass normalerweise die Eier eines Blastozooids vom Sperma der vorhergehenden Generation befruchtet würden. Gegen diese Auffassung wendet sich Pizon mit der Behauptung, dass Selbstbefruchtung der gewöhnliche Vorgang sei, obgleich zur Zeit der vollsten Hodenreife in demselben Thier nur Embryonen und keine befruchtungsfähigen Eier mehr vorhanden seien. Wenn aber die ersten Spermatozoen aus der Mitte des in Reifung begriffenen Hodens in den Peribranchialraum übertreten, sind die Eier, wie Pizon behauptet, noch nicht befruchtet, und daher tritt auch Selbstbefruchtung ein. Die Hauptmasse der Spermatozoen aber, die erst später producirt wird, sowie alle Samenzellen der früheren rein männlichen Generation sind völlig bedeutungslos: sie werden durch die Egestionsöffnung mit dem abströmenden Athmungswasser nach aussen befördert und gehen bald zugrunde. Die Reifezeit aller dieser späteren männlichen Sexualzellen fällt thatsächlich noch zusammen mit der Reife der Eizellen in der nächst jüngeren Generation: Pizon hält es jedoch für unmöglich, dass diese Geschlechtszellen der beiden Generationen zur Vereinigung gelangen könnten. Pizon's Argumentation halte ich aber nicht für überzeugend: denn es scheint mir sehr wohl möglich, dass die von der älteren Generation nach aussen oder, genauer ausgedrückt, in die gemeinsame Cloake ejaculirten Spermatozoen neuerdings wieder in ein Blastozooid der jüngeren Generation desselben Systems eintreten können. Es mag sein, dass die Egestionsöffnung häufig in die gemeinsame Cloake noch nicht durchgebrochen ist; aber auch dann hätten die Spermatozoen nur eine dünne Schicht des weichen Cellulosemantels zu durchdringen. In vielen Fällen scheint mir aber die Befruchtung doch erst dann zu erfolgen, wenn die Ingestionsöffnung nicht mehr geschlossen ist. So muss ich wohl annehmen, dass die Möglichkeit der Befruchtung für die Eier eines Tochterblastozooids eine leichtere ist, als Pizon annimmt. Selbst wenn die Selbstbefruchtung unterbleibt, besteht noch immer die Wahrscheinlichkeit, dass die Spermatozoen der Thiere der vorhergehenden Generation zu den reifen Eiern gelangen.

Pizon, der die Wanderung der weiblichen Sexualzellen durch mehrere Generationen hindurch verfolgt hat, vertritt allerdings die Auffassung, dass die Eier nicht den Thieren zuzurechnen seien, in denen sie zur Reife gelangen, sondern den um drei oder mehr Generationen älteren, in denen sie sich zuerst differenzirten. Die männlichen Geschlechtszellen dagegen reifen

in demselben Individuum, dem sie angehören. Zwar nimmt Pizon selbst an, dass wenigstens ein Theil der die Hoden aufbauenden Zellen von dem Mutterthier in die Knospe einwandert; dann sind sie aber noch nicht speciell als Geschlechtszellen kenntlich und haben noch zahlreiche Theilungen durchzumachen, bis die Spermatocyten und endlich die Spermatosomen erscheinen. Die wandernden weiblichen Zellen scheinen sich aber nicht mehr zu theilen bis zum Stadium der Polzellenbildung; sie müssten daher als Ovocyten bezeichnet werden. Unter diesem Gesichtspunkt findet Pizon keine wahre Selbstbefruchtung, sondern im stricten Gegensatz zu Krohn nimmt er an, dass die Spermatozoen eines Blastozooids zwar die in diesem befindlichen, in Wahrheit aber einer viel älteren Generation zugehörenden Eizellen befruchten. Meines Erachtens darf man sich zu einer solchen Schlussfolgerung nicht verstehen. Jedenfalls bilden sich die Eierstöcke, Follikel, Eileiter und Testazellen erst in demselben Individuum definitiv aus, in dem die Eier reifen und Polzellen bilden; und in ganz ähnlicher Weise entwickelt der Haufe männlicher Zellen in dem gleichen Blastozooid sich zum Hoden mit Hüllschicht und Vas deferens, nur dass die Innenzellen sich viel häufiger theilen, bis sie zu Spermatozoen werden. So wie also der gesammte Hoden, muss auch das gesammte Ovarium dem Thier zugezählt werden, in dem es sich ausbildet. Viele andere Zellen des Mesenchyms wandern auch vielleicht durch mehrere und sicher durch eine Generation hindurch; soll man auch diese zu Blut-, Bindegewebs- oder Muskelzellen sich differenzirenden Elemente nicht dem Thier als zugehörig betrachten, in dem sie schliesslich sich finden und dessen Geweben sie sich einfügen, und soll man sie einer vorhergegangenen, vielleicht schon abgestorbenen Generation zurechnen? Wo Fortpflanzung durch Knospung eintritt, sind die aufeinanderfolgenden Generationen eben durch mehrere verschiedenartige Gewebsstücke und sehr zahlreiche Zellen und nicht bloss durch eine männliche und weibliche verbunden. Daher kann Zweifel entstehen, ob die eine oder andere Zellgruppe dem Mutter- oder Tochterthier zugehörig zu betrachten sei.

Neuerdings hat Bancroft (1903) gewisse Vorgänge bei der Bildung des Botryllidenstockes (*Botrylloides Gascoi*) beschrieben, die mir wichtig genug zu sein scheinen, um schon hier ganz kurz erwähnt zu werden. Eine etwas eingehendere Besprechung der Frage wird der die „Hibernation" und „Aestivation" der Ascidienstöcke behandelnde Abschnitt bringen. Bancroft fand etwa $^1/_4$ Jahr nach dem Fang einer *Botrylloides*-Colonie alle Individuen dieses Stockes degenerirt; dagegen war an einer bestimmten Stelle ein neuer Lappen hervorgewachsen, in dem nach und nach immer zahlreichere Knospen auftraten. Dieser neu gebildete Theil stellt den in „Verjüngung" begriffenen Ascidienstock dar, während der ursprüngliche Abschnitt allmählich schwindet. Der ursprüngliche Cormus und der verjüngte unterscheiden sich sehr auffallend durch die Färbung. Der erstere ist violett und roth, der letztere mehr oder minder gleichmässig gelb und gleicht der von Drasche als eine besondere Species

(*Botrylloides luteum*) beschriebenen Form so vollkommen, dass Bancroft zum Schluss kommt, es sei das *Botr. luteum* nur die verjüngte Sommerform des *Botr. Gascoi* Della Valle.

3. Die epicardiale Knospung.

Unter der Bezeichnung „epicardiale Knospung" vereinige ich hier zwei Knospungsarten, die darin übereinstimmen, dass das gesammte Entoderm aus dem Epicard des Mutterthieres hervorgeht. Würde die Scheidewand des Stolos der nach dem stolonialen Typus sich fortpflanzenden Ascidien aus dem Epicard entspringen, was aber bisher nicht nachgewiesen werden konnte, so bestünden zwischen epicardialer und stolonialer Knospung die innigen Beziehungen, die ich bereits früher (1896) auseinandergesetzt habe. Da es aber bisher zweifelhaft ist, ob das Entoderm der stolonialen Knospe in der That aus dem Epicard des Oozooids stammt, erscheinen auch die Beziehungen zur epicardialen Knospung nicht hinlänglich aufgeklärt. Eine sehr bedeutende Uebereinstimmung bietet namentlich die oben (p. 984 fg.) kurz erörterte Frustelbildung am Stolo der *Clavelina* mit dem Modus der epicardialen Knospung, der im Folgenden als „postabdominale Theilung" bezeichnet ist, und ich habe früher beide Vorgänge nur als Modificationen eines und desselben Processes aufgefasst. Diesen Vorgängen gegenüber bietet der zweite Modus der epicardialen Knospung mancherlei Besonderheiten. Er findet sich bei Distomiden, und bei rein äusserlicher Betrachtung treten die Unterschiede so bedeutend hervor, dass es auf den ersten Blick scheinen muss, die Processe hätten nichts Wesentliches miteinander gemeinsam. Und doch erweist die nähere Untersuchung, dass die Knospenanlagen in allen Fällen aus dem gleichen entodermalen Organ des Embryozooids den Ursprung nehmen, wenngleich zuweilen in einer sehr versteckten Weise.

a. Die postabdominale Theilung der Polyclinidae.

(Tafel XXXI, Fig. 2, 3, 7, 8.)

Unsere Kenntnisse über diese ungeschlechtliche Vermehrungsweise der Polycliniden verdanken wir fast ausschliesslich Kowalevsky (1874). Zwar hatte bereits Milne Edwards (1841) bei *Amaroucium proliferum* Knospung beobachtet, aber es fehlt jede nähere Angabe über den Vorgang selbst, und es ist daher auch nicht zu entnehmen, dass die Knospenbildung bei den Polycliniden in einer anderen Weise verläuft als z. B. bei *Clavelina*. Erst Giard (1872) hat erkannt, dass gewisse Besonderheiten vorhanden sein müssten und dem dadurch Ausdruck gegeben, dass er diese Vermehrungsweise der Polyclinidae als bourgeonnement ovarien bezeichnete. Freilich ist mit dieser besonderen Namengebung auch fast alles erschöpft, was Giard über den Vorgang ermittelt hat: die völlige Undurchsichtigkeit des Objects verhinderte jede nähere Ein-

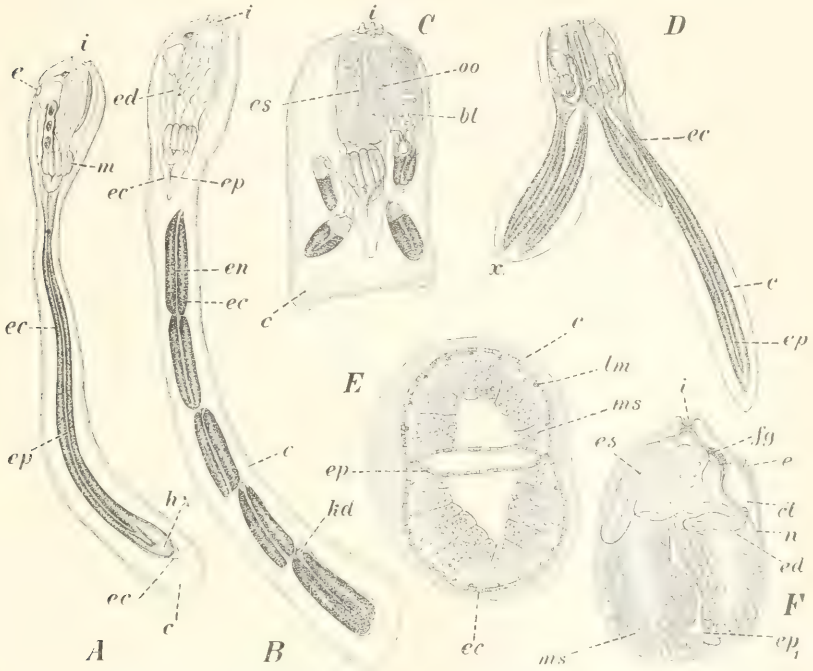
sicht in den Process. Auch die späteren Untersuchungen von Pizon, Hjort, Caullery (1895) u. a. haben nicht viel Neues mehr gebracht.

So wie die palleal knospenden Ascidien schienen auch die Polycliniden nur im jugendlichen Alter sich ungeschlechtlich zu vermehren, denn bei geschlechtsreifen alten Blastozooiden konnte Kowalevsky keine Theilungserscheinungen beobachten. Indessen bildet Hjort (1896) eine ganz junge *Glossophorum*-Knospe ab, in deren Hinterabschnitt zwei mächtige Ovarien liegen, und daraus lässt sich schliessen, dass das Mutterthier zur Zeit der Theilung des Postabdomens geschlechtsreif gewesen sein muss. Dagegen gelang es Kowalevsky, die erste Knospung des Oozooids und die Bildung des Stockes festzustellen, was bei den stolonialen Ascidien bisher nicht geglückt ist. Man wird nicht fehlgehen, wenn man annimmt, dass die jungen Blastozooide des Stockes in genau der gleichen Weise sich ungeschlechtlich vermehren, wie das noch solitäre Embryozooid.

Nach der Festsetzung wächst das Hinterende der *Amaroucium*-Larve rasch zum ausserordentlich langgestreckten Postabdomen aus, an dessen äusserstem Ende das Herz liegt (Textfig. 202*A*). Durch Zucht in den Aquarien gelang es nicht, die Thiere bis zur Knospung zu führen, denn spätestens $1^1/_2$ Wochen nach der Festsetzung starben die jungen Oozooide ab. Daher mussten die knospenden Solitärthiere und jüngsten Stöckchen auf Steinen und Pflanzen, besonders auf Ulven, gesucht werden, die stets dem freien Meer frisch entnommen wurden. Wenn die Knospung beginnt, hat das Postabdomen stets bereits eine ansehnliche Länge erreicht, und sein Bau zeigt alle Eigenthümlichkeiten, die das ausgebildete Thier aufweist, nur sind die Sexualzellen noch nicht entwickelt. Am hintersten Ende liegt das hufeisenförmige Herz, die ganze Axe durchzieht das in dorsoventraler Richtung stark comprimirte, stellenweise einem Septum ähnliche Epicard, die Leibeshöhle ist von grossen, ziemlich verschiedenartigen Mesenchymzellen fast ganz erfüllt, und dicht am Ektodermepithel liegen zahlreiche Längsmuskelstränge (Textfig. 202*E*). Unter den Mesodermzellen fallen besonders die Fettzellen auf, die sich bei den verschiedenen Individuen in sehr wechselnder Zahl und Vertheilung finden. Sie erscheinen bald als sternförmige Bindegewebszellen, bald wieder bilden sie ziemlich gedrängte Zellstränge, die „auf dem Querschnitte wie pflasterförmiges Epithel aussehen". Durch bindegewebige Scheidewände sind die Fettzellenmassen in mehrere Fächer getheilt. In jungen Thieren ist die Verbindung zwischen Kiemendarm und Epicard leicht nachweisbar, und zwar fand Kowalewsky nur eine, Hjort aber bei *Amaroucium roseum* zwei rechts und links symmetrisch gelegene Oeffnungen. Später aber scheint sich das Vorderende des Epicards ganz abzuschnüren, wenigstens besteht nach Kowalevsky keine Communication mehr zwischen beiden Höhlungen. Das Postabdomen stellt also ein schlauchförmiges, an allen Stellen dreischichtiges, vom äusseren Cellulosemantel gleichmässig überzogenes Gebilde dar.

Die ungeschlechtliche Vermehrung leitet sich damit ein, dass das Postabdomen vom Abdomen sich abtrennt und durch eine Reihe hintereinander gelegener Ringfurchen in einzelne Abschnitte zu zerfallen beginnt (Textfig. 202 *B*). Je nach der Länge des Postabdomens im Momente seiner Abschnürung schwankt die Zahl der Theilstücke. Zuweilen beträgt

Fig. 202.



Knospung des *Amaroucium proliferum*. (Nach Kowalevsky.)

A — Junges Embryozooid, einige Tage nach der Festsetzung. $^{7}/_{1}$. *B* — Ein älteres Thier mit abgeschnürtem und in Theilung begriffenem Postabdomen. $^{7}/_{1}$. *C* = Junge Colonie, aus einem Oozooid und vier Blastozooiden bestehend. *D* = Junge Colonie aus vier Individuen. *E* = Querschnitt durch das Postabdomen eines Oozooids. $^{78}/_{1}$. *F* = Knospe bei der Betrachtung von links. $^{14}/_{1}$.

bl = Blastozooid; *c* = Cellulosemantel; *cl* = Cloake; *e* = Egestionsöffnung; *ec* = Ektodermepithel; *ed* = Enddarm; *en* = Entoderm; *ep*, *ep*$_1$ = Epicard des Oozooids oder der Knospe; *es* = Endostyl; *hz* = Herz; *i* = Ingestionsöffnung; *kd* = Kiemendarm; *lm* = Längsmuskeln; *m* = Magen; *ms* = Mesenchymzellen; *n* = dorsaler Nervenstrang der Knospe; *oo* = Oozooid; *x* = Stelle, an der sich ein Seitenast des Cormus bilden soll.

sie nur drei oder vier, häufig 10 oder auch 12 und gelegentlich sogar 18, so dass dann das Wachsthum des Stockes ein sehr rasches ist. Jedes Segment des Postabdomens stellt eine Knospe dar und wird zu einem neuen Thier. Entsprechend ihrer Entstehung liegen alle Knospen anfangs in einer Reihe hintereinander; bald verschieben sie sich, legen sich schräg zur Längsaxe und schwellen an ihren nach vorn gerichteten Enden mehr oder weniger merklich an. Dann wandern alle Knospen nach vorn und

lagern sich neben und um das Mutterthier. Dieses hat bei der Knospung sein Postabdomen und Herz eingebüsst, aber beide Organe regeneriren sich bald wieder, so dass das Oozooid seine Lebensfähigkeit bewahrt und zwischen den Blastozooiden im jungen Cormus sich erhält (Textfig. 202*C*). Während dieser Theilung des Postabdomens hat sich der äussere Cellulosemantel sehr beträchtlich verkürzt, und Kowalevsky glaubt, dass darauf die Verschiebung der Knospen nach vorn zurückzuführen sei. Nachdem die Knospen an die Oberfläche gerückt sind, wachsen die Postabdomen aller Thiere rasch in die Länge (Textfig. 202*D*) und theilen sich später genau so, wie vorher das noch solitäre Embryozooid. Auf diese Weise erfährt die Colonie durch Zunahme der Individuen eine gleichmässige Vergrösserung auf der ganzen Oberfläche. Zuweilen aber wandern die Knospen nicht nach dem Mutterthier, sondern nach der entgegengesetzten Seite hin, und dann entstehen mehr oder minder scharf abgetrennte Nebenäste und Seitenzweige des Cormus, wie sie schon Milne Edwards beschrieben hat. Die Bildung eines Seitenzweiges am Stock leitet sich dadurch ein, dass die Abdomina einiger Blastozooide bei ihrem Wachsthum nicht eine gerade Linie einhalten, sondern hinten nach aussen zu ausbiegen (Textfig. 202*D*, bei *x*.). Wenn nun auch weiterhin die neuen Knospen sich nach dieser Richtung hin verschieben, so erfährt die flächenförmige Ausbreitung des Stockes eine Störung, und es tritt eine unvollkommene Spaltung in zwei Abschnitte ein, indem das neu entstandene Stück selbstständig auswächst.

Die Umwandlung des dreiblätterigen Theilstückes des Postabdomens zur Ascidie erfolgt in einer ganz ähnlichen Weise, wie die der dreischichtigen Knospenanlage bei den bisher beschriebenen Typen. Während sich das Ektoderm fast ganz passiv verhält und lediglich die epitheliale Leibeswand der Knospe mit Mundbucht und Egestionscanal bildet, entstehen aus dem Epicardepithel alle inneren aus Epithelien sich zusammensetzenden oder aus diesen proliferirenden Organe der Ascidie.

Am Entodermrohr der Knospen lassen sich bald zwei Abschnitte unterscheiden: ein kolbenförmig erweiterter vorderer, die Kiemendarmanlage, und ein langgestreckter hinterer, das Epicard. Beide stehen anfangs durch eine weite Oeffnung miteinander im Zusammenhang. Durch eine median auftretende Brücke wird die Verbindungsstelle später in zwei getrennte, links und rechts gelegene Oeffnungen zerlegt, so dass Kiemendarm und Epicard der Knospe, wie bei den meisten Ascidien, eine doppelte Communication besitzen. Nach Hjort scheinen diese Verbindungen bei *Amaroucium* und *Glossophorum* sehr lange Zeit zu bestehen. An der Kiemendarmanlage bilden sich die beiden Peribranchialräume als zwei seitliche Ausstülpungen. So wie es Kowalevsky bereits für *Perophora* behauptet, Lefevre und Ritter aber bestritten hatten (p. 989), bleiben die beiden Peribranchialausstülpungen zunächst voneinander gesondert; dann erfolgt ihre dorsale Vereinigung zur Cloake, und gleichzeitig trennt sich eine jede selbstständig von dem Kiemendarm ab. Der Verdauungstractus ent-

steht am dorsalen Hinterende des Kiemendarms als eine hakenförmige Ausstülpung des einschichtigen Entoderms.

Entodermal entsteht auch das Nervensystem, aber die Angaben der verschiedenen Autoren gehen im Einzelnen auseinander. Kowalevsky fand anfangs zwei paramedian und dorsal verlaufende entodermale Längswülste, die an die ektodermalen Medullarwülste der Ascidienembryonen erinnerten. Später schnürte sich ein Entodermrohr ab, das vorn in die Kiemendarmhöhle sich öffnete (Flimmergrube) und das primäre Nervenrohr oder den Dorsaltubus darstellte. Das Hinterende liess sich bis weit hinter die Darmschlinge verfolgen und verlor sich schliesslich zwischen den Fettzellen des Mesenchyms (Textfig. 202 *F*). Auch Hjort und Caullery sahen bei *Glossophorum* und *Circinalium* ein primäres Dorsalrohr vom Entoderm sich abschnüren, nicht aber, wie es scheint, von der eigentlichen mittleren Kiemendarmanlage, sondern vom entodermalen linken Peribranchialraum, wenigstens öffnet sich das Hinterende des Nervenrohrs lange Zeit in diesen Raum, während vorn die Flimmergrube erst später in den Kiemendarm durchbricht. Endlich aber trennt sich das Hinterende des Dorsalrohres von der Peribranchialwand ab und verlängert sich selbstständig weiter nach hinten zu, indem es sich zum dorsalen Nervenstrang (Ganglienzellstrang) ausbildet. Das definitive Ganglion entsteht durch Wucherung einer bestimmten Region der Dorsalwand des Neuralrohres, die Neuraldrüse durch Zellwucherung an der ventralen Wand. Pizon (1892) fand bei *Circinalium* und *Amaroucium* das Dorsalrohr ganz ähnlich, wie es später Caullery beschrieben hatte: als eine entodermale Bildung entstehend, anfangs vorn blind endigend, später als Flimmergrube in den Kiemendarm geöffnet. Aber Pizon hält das Dorsalrohr nicht für ein nervöses Organ, sondern glaubt, dass der eigentliche Nervenstrang mit dem Ganglion hier, wie vielleicht in allen anderen Ascidienknospen, dorsal vom „tube dorsal", zwischen diesem und dem Ektodermepithel als ein selbstständiger Zellstrang seinen Ursprung nimmt.

Das Herz der Polycliniden-Blastozooide soll, wie Hjort für *Glossophorum* angiebt, durch einfache Abschnürung vom Hinterende des Epicards aus entstehen.

Zu gedenken habe ich schliesslich noch einer an der Ventralwand der Knospe auftretenden quer verlaufenden Verdickung, die nach vorn zu in einen medianen Ast sich fortsetzt. Dieser endigt seinerseits „an seinem vorderen Ende in Form eines Ringes". Kowalevsky vermochte diese Bildung nicht zu deuten. Sie wurde später nicht wieder gesehen.

Die eben gegebene Darstellung der postabdominalen Theilung hat ergeben, dass eine unverkennbare Aehnlichkeit im Verhalten des Postabdomens der Polycliniden und des Stolo prolifer der *Clavelina* besteht.

Genau so wie von diesem letzteren die dreiblätterigen Frusteln sich abschnüren, segmentirt sich das Postabdomen in die dreischichtigen Knospenanlagen. Bei manchen Polycliniden besteht auch eine sehr auffallende äussere Aehnlichkeit ihres Postabdomens mit einem Stolo. Das zeigen besonders die Abbildungen, die Giard (1872) von *Circinalium concrescens* gegeben hat, und auch manche anderen Polycliniden verhalten sich so, dass ihr hinterstes Postabdomen einem horizontal kriechenden Stolo gleicht. Einen wichtigen Unterschied bedingt aber die Lage des Herzens. Bei *Amaroucium* und wohl bei den meisten Polycliniden liegt das Herz ganz hinter dem in die Knospen zerfallenden Postabdomen, bei den socialen Ascidien dagegen vor dem die Knospen bildenden Stolo. Daher verliert das sich ungeschlechtlich fortpflanzende *Amaroucium* sein Herz und muss dieses wieder neu bilden, während die knospende *Clavelina* und *Perophora* völlig intact bestehen bleiben kann.

Schliesslich möchte ich nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, dass zwischen dem Oozooid und den Blastozooiden gewisse Unterschiede im Verhalten der Kiemen zu bestehen scheinen. Allerdings sind sie nicht so bedeutend, wie wir sie oben bei den Botrylliden angetroffen haben, immerhin aber glaube ich auf sie schliessen zu dürfen, wenn Kowalevsky's Abbildungen wirklich zutreffend sind. In den Blastozooiden ist nämlich die Zahl der Kiemenspalten und Spaltenreihen auf frühen Stadien eine grössere als in Oozooiden. Während diese, wenn sie zu knospen beginnen, bei *Amaroucium proliferum* nur etwa 5—6 Spaltenreihen tragen (Textfig. 202 *A*, *B*), besitzen weit jüngere und kleinere Knospen schon fast ein Dutzend. Aufgefallen sind mir auch in Kowalevsky's Zeichnung (Textfig. 202 *C*) die querschlitzförmigen Kiemenspalten in den älteren Oozooiden nach vollzogener Theilung des Postabdomens, während die geschlechtsreifen Blastozooide langgezogene Spiracula besitzen. Allerdings scheinen die Abbildungen in dieser Beziehung nicht ganz einwandfrei zu sein, da auch in einer älteren Knospe manche Spiracula als Querspalten gezeichnet wurden.

b. Die Knospung der Distomidae.

(Tafel XXXII, Fig. 1, Fig. 4—7.)

Die ersten genaueren Angaben über die Bildung der Knospen bei Distomiden verdanken wir hauptsächlich Kowalevsky. Seine Untersuchungen beziehen sich auf *Distaplia magnilarva*, die er irrthümlich für eine neue Art *Didemnum* (*D. styliferum*) gehalten hatte. Während er die Umbildung der frei im Cellulosemantel liegenden dreiblätterigen Knospenanlage zur Ascidie Schritt für Schritt verfolgen konnte, gelang es ihm nicht, die Herkunft der freien Knospe aus einem Mutterthier festzustellen, denn er fand auch die jüngsten Knospenstadien im gemeinsamen Cellulosemantel des Stockes bereits völlig isolirt. Erst Della Valle (1881) sah junge Knospen im Zusammenhang mit den Mutter-

thieren und wies nach, dass die Knospung sehr früh bereits im Embryo beginnt. Von vielen Seiten wurde bald darauf das Auftreten von Knospen bei Embryonen und geschwänzten Larven bestätigt, und die Details des Knospungsprocesses sind mehrfach eingehend untersucht worden. In rascher Folge und zum Theil unabhängig voneinander erschienen die Publicationen von Lahille (1890), Salensky (1893), Caullery (1895), Julin (1895/96), Hjort und Bonnevie (1895/96), die alle die Knospung bei *Distaplia* behandeln. Trotzdem sind noch immer nicht alle Fragen in völlig befriedigender Weise aufgeklärt, und es liegen eine Anzahl sehr wichtiger Controversen vor. Es liegt mir natürlich fern, hier in alle Einzelheiten einzugehen; auf einige der strittigen Fragen werde ich aber wohl hinweisen müssen, um zu zeigen, wo kommende Untersuchungen einzusetzen haben.

1. Die Knospenbildung am Oozooid. Die am Embryo auftretende Knospe (Primordialknospe Salensky's) ist dreischichtig. Das äussere Epithel ist eine Fortsetzung der ektodermalen Leibeswand, das innere Blatt ist entodermal. Della Valle liess es direct aus dem hinteren ventralen Kiemendarm sich ausstülpen, während Salensky die Ausstülpung vom rechten Epicardialschlauch des Embryos ausgehen lässt. Nach Julin dagegen ist es das linke Epicard, das das Entoderm der Primordialknospe liefert, während das rechte den primären Pericardialsack des Mutterthieres abschnürt und mit seinem Basalabschnitt sich dem linken Epicardialrohr verbindet, so dass ein einheitlicher Epicardialsack entsteht. Dieser trennt sich später vom Kiemendarm ab, und es schliessen sich die beiden Verbindungsstellen, die zwischen Kiemendarmhöhle und Epicardialhöhle bestanden. Nach der Abschnürung des Entodermrohres der Primordialknospe wächst das Hinterende des linken Epicardiums eine kurze Strecke weit in das stoloartig verlängerte hintere Leibesende des Oozooids hinein, so dass dieses einen ganz ähnlichen dreischichtigen Bau zeigt, wie das in Knospen zerfallende Postabdomen der Polycliniden. Das äusserste, gegabelte Hinterende der *Distaplia* wird aber vom Epicard nicht mehr durchsetzt und besteht nur aus einem Ektodermschlauch. Der dritte Antheil, der die Primärknospe bildet, besteht aus Mesenchymzellen. Diese scheinen einen durchaus indifferenten Charakter zu tragen, und deutlich differenzirte Sexualzellen sind nicht beobachtet worden.

Im Gegensatz zu seinen Vorgängern und den meisten Nachfolgern fand Salensky, dass bereits die noch ungetheilte Primärknospe sehr frühzeitig mit der Ausbildung des Nervensystems beginnt und daher das primitive Stadium, das durch drei indifferente Embryonalschichten gekennzeichnet ist, übertrifft. Die Anlage des Nervensystems soll sich als eine nur wenige (drei) Zellen zählende Einsenkung des Ektoderms der Knospe bilden. Später entsteht daraus eine längsverlaufende Nervenröhre. Auch Julin lässt das Nervensystem der Blastozooide aus dem Ektoderm hervorgehen, aber es scheint, dass seine Untersuchungen sich

nicht auf die Primordialknospe, sondern nur auf die späteren Knospengenerationen beziehen.

Della Valle, Uljanin und auch Lahille hatten angenommen, dass sich von der hinter dem Endostylende gelegenen Knospungszone der *Distaplia*-Embryonen nach und nach mehrere Blastozooide abschnüren, wenn vielleicht auch immer die Gesammtzahl nur eine sehr geringe sein möchte (etwa 4 nach Uljanin). Salensky und Julin dagegen behaupten, dass das Oozooid während seines ganzen Lebens überhaupt nur die einzige Primordialknospe bildet, und dass die zahlreicheren Knospen (bei der ausgeschlüpften Larve gewöhnlich 3), die später auftreten, durch Theilung der primordialen entstehen.

Während die Primordialknospe sich in die secundären theilt und diese sich ausbilden, verfällt, wie schon Uljanin richtig erkannte, das Embryozooid der Rückbildung. Diese Degeneration erstreckt sich, im Unterschied zur normalen regressiven Metamorphose der geschwänzten Larven, auf sämmtliche Organe und Gewebe und wurde von Salensky und Caullery eingehend untersucht. Alle Gewebe der Larve zerfallen in die einzelnen Zellen, nur der Ruderschwanz soll nicht in den Rumpf eingezogen, sondern in toto einfach abgeworfen werden (p. 837). Die Muskel- und Chordazellen, die bei anderen Species während der Metamorphose in die Leibeshöhle des Rumpfabschnitts eintreten, werden von bestimmten, als Phagocyten functionirenden Mesenchymzellen gefressen. Salensky bezeichnet die letzteren als Nekrophagocyten, weil er annimmt, dass die verzehrten Muskelzellen zuvor schon abgestorben waren. Ein anderer kleiner Theil der Larvenzellen zerfällt in eine breiartige Masse, die wahrscheinlich ebenfalls aufgezehrt wird. Der grösste Theil der Zellen aber soll zu Mesenchymelementen werden. Viele dieser verrathen durch ihr Aussehen das Gewebe oder Organ der Larve, aus welchem sie hervorgegangen sind; andere wieder verändern ihre Gestalt und werden zu „indifferenten" Elementen. Diese Mesenchymzellen, die also einen ganz verschiedenen Ursprung haben und aus allen drei Keimblättern der Larve hervorgegangen sind, wandern zum Theil in den Cellulosemantel des Oozooids, der sich mächtig vergrössert und zum gemeinsamen Mantel des jungen Stockes wird, zum Theil in den „Nährstolo", um durch diesen der sich entwickelnden Knospe zugeführt zu werden. Dieser Nährstolo besteht aus drei blindgeschlossenen Röhren, und dazu kommt noch eine vierte, die von der Knospe aus entsteht, mit jenen verwächst und somit als sog. Knospenstiel eine Verbindung zwischen dem sich rückbildenden Embryozooid und der Knospe herstellt (Textfig. 203). Der Haupttheil des Nährstolos geht aus dem „Stolo" der Larve hervor, ein Gebilde, das sich von der ektodermalen Leibeswand der Larve abgeschnürt hat. Er bildete zunächst ein einfaches, später im mittleren Theil durch eine Längsspaltung in zwei Arme getheiltes Rohr, das nach vorn zu sich ausdehnt und mit dem embryonalen Fixationsapparat, im Besonderen mit den Saugnäpfen, verwächst. Eine besondere Art von

Mesenchymzellen, die aus den zerfallenden Geweben der Larve entstanden sind, bezeichnet Salensky als Synphagocyten. Es sind das solche Elemente, die sich um die dotterreichen Zellen des prägastralen Entoderms gruppiren und die im Plasma suspendirten Dottertheile, nicht aber das Plasma selbst, verzehren. So verschwindet also nach Salensky das Oozooid vollkommen, und es bleiben nur die Primordialknospe resp. die aus deren Theilung entstandenen Secundärknospen bestehen. Das Gleiche behauptete auch Uljanin, der das Oozooid 2—3 Wochen lebend fand, dann aber zugrunde gehen sah, ohne dass es die Geschlechtsreife erlangt hätte. Der äussere Cellulosemantel des Embryozooids dient aber den aus den Knospen der Larve entstandenen Individuen als Wohnstätte, und diese zweite Generation erlangt bereits die Geschlechtsreife.

Lahille (1890) behauptet dagegen, dass das Embryozooid nach Abschnürung der ersten Knospen und nach der Festsetzung später noch in eine zweite ungeschlechtliche Fortpflanzungsperiode einträte. Die Bildung der Blastozooide erfolge aber in der ersten und zweiten Periode in ganz verschiedener Weise. Die embryonalen Knospen entstehen wie ein kurzer, dreischichtiger Stolo prolifer, der sich vom Oozooid abschnürt und bei der Bildung der Primordialknospen völlig aufgebraucht wird, so dass kein Rest zurückbleibt, der neben den Knospen als Fortpflanzungsorgan kenntlich ist. Lahille nennt solche Stolonen, sie kommen auch bei Pyrosomen und Dolioliden vor, stolons panblastiques. Das ältere, festgeheftete Oozooid soll dagegen nach Lahille, so wie die Blastozooide, einen dreischichtigen Stolo prolifer am Hinterende bilden, und an diesem „stolon méroblastique" erheben sich die einzelnen Knospen, so dass er nicht mehr gänzlich und ohne Rest in die neuen Blastozooide übergeht, sondern, wie z. B. bei *Perophora* und *Clavelina*, neben diesen bestehen bleibt.

Julin hat über das Schicksal des Embryozooids keine volle Gewissheit erlangen können; es gilt ihm aber durchaus nicht als sicher, dass frühzeitig eine vollständige Rückbildung erfolge, vielmehr glaubt er, so wie Lahille, dass die Larve nach Abschnürung der Primordialknospe zum ersten Zooid des Stockes würde. Dieses entwickele weiterhin zwar keine Geschlechtsorgane, wohl aber eine Anzahl neuer Knospen, die wahrscheinlich, so wie die ersten Knospen, ungeschlechtlich bleiben.

Wenn daher auch das Schicksal des Oozooids und dessen Bedeutung für die Zusammensetzung der Colonie nicht als vollkommen aufgeklärt angesehen werden kann, so sind doch andererseits alle Beobachter darüber einig, dass die erste oder die ersten Knospen, die vom Embryo sich abschnüren, bis zur typischen Ascidienform sich entwickeln und zu den ersten Blastozooiden des Stockes werden. Im Einzelnen bestehen aber mancherlei Controversen über die Herkunft dieses oder jenes Organs.

Dass die vom Embryo abgelösten Knospen sich theilen können, hatten zwar schon Della Valle und Uljanin bemerkt, aber erst Salensky

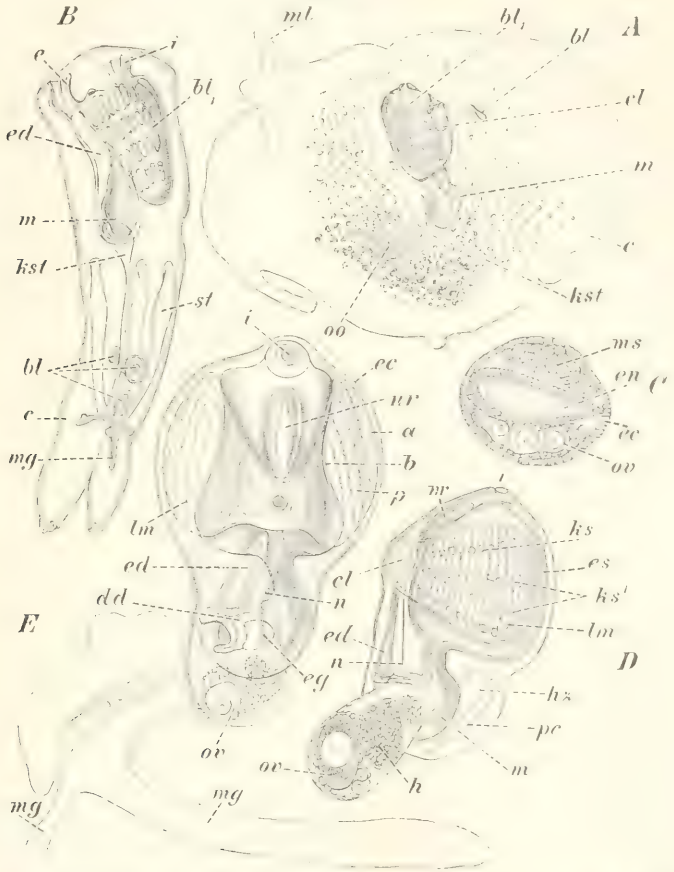
wies nach, dass die Theilung in einer ganz gesetzmässigen Weise erfolgt. Die einzige sich abtrennende Primordialknospe zerfällt immer so, dass füglich drei Knospen aus ihr hervorgehen: zwei endständige (I und II) und eine mittlere (III). Noch bevor diese Theilung eintritt, streckt sich die Primordialknospe in die Länge, und ihre Pole differenziren sich in verschiedener Weise, indem an dem einen Ende der Entodermblase die beiden Peribranchialausstülpungen, an dem anderen das Epicard entstehen. Es ist daher unverständlich, wie die Knospe I zu ihren Peribranchialanlagen, Knospe II zum Epicard gelangt, wenn Salensky behauptet, dass diese Organe schon bei der Theilung der Primärknospe allen Secundärknospen von Anfang an mitgegeben werden. Zweifellos muss die vorderste Knospe ein neues Epicard, die hinterste besondere Peribranchialausstülpungen ausbilden. Die hinterste Knospe ist die grösste und schreitet in ihrer Entwickelung rascher weiter als die beiden anderen; die mittlere ist die kleinste. Obwohl Salensky's Angaben in einer anderen Beziehung vielleicht nicht ganz überzeugend sind, so scheint aus ihnen doch hervorzugehen, dass bei der Theilung der Primordialknospe auch das Nervenrohr in drei Stücke zerfallen soll, so dass jede der drei Secundärknospen von allem Anfang an mit der Anlage zum Nervensystem ausgestattet ist. Nach den meisten anderen Beobachtern bildet sich aber das Nervensystem erst viel später und in jeder Knospe selbstständig, und zwar aus dem Entoderm. Auch Julin behauptet eine regelmässig eintretende Dreitheilung der Primordialknospe und fügt ausdrücklich hinzu, dass das die einzige Theilung der Knospen sei, die er beobachtet hat; Theilungen der später auftretenden Knospengenerationen kämen nicht vor.

Nach vollzogener Theilung der Primordialknospe finden sich demnach im Cellulosemantel mindestens drei dreiblätterige Knospen, die in genau der gleichen Weise wie bei den Polycliniden ihre Entwickelung zur Ascidie vollenden. Kowalevsky's ältere Angaben über die Bildungsvorgänge in den jüngeren Knospengenerationen der Stöcke haben sich auch für die Knospen des Oozooids bestätigt.

Alle Beobachter stimmen darin überein, dass die Entodermblase am Vorderende zwei Peribranchialausstülpungen bildet (die linke soll nach Salensky in der Entwickelung vorauseilen), die sich beide vom Kiemendarm vollständig loslösen, diesen umwachsen und sich nachträglich dorsal vereinigen. In den älteren Knospen fand Salensky eine eigenthümliche Complication im Bau der Peribranchialräume. Die äussere und innere Peribranchialwand verwachsen an bestimmten Stellen miteinander (Trabekel?), und dadurch wird die Peribranchialhöhle in vier miteinander communicirende Aussackungen zerlegt. Am Hinterende entsteht das Epicard aus zwei directen Fortsätzen des Kiemendarms. Die anfangs paarige Bildung verhält sich, nach Julin, weiterhin genau so wie im Oozooid (vergl. oben, p. 1019). Aus dem ursprünglich linken Epicardialrohr entsteht das Entoderm der folgenden Knospengeneration. Nachdem sich vom rechten

Epicard das primäre Herzbläschen abgeschnürt hat, verwächst es mit dem linken zum medianen Epicardialsack. Nach Salensky bildet sich aber das Herzbläschen unabhängig vom Epicard zwischen dessen beiden hinteren Schenkeln aus Mesenchymzellen. Der Verdauungstractus wird sehr frühzeitig als eine schleifenförmige, blindgeschlossene Ausstülpung der

Fig. 203.



Knospung der *Distaplia magnilarva*. (*A* und *B* nach Salensky, *C*—*E* nach Kowalevsky.) *A* = Die erste Knospe neben dem fast ganz rückgebildeten Oozooid. *B* = Junge Colonie, aus dem ersten Blastozooid und drei Knospen bestehend. *C* = Frei im Mantel liegende Knospenanlage einer späteren Generation. $^{125}/_{1}$. *D* = Aeltere Knospe, von rechts gesehen. $^{125}/_{1}$. *E* = Eine ungefähr gleichalte Knospe in Dorsalansicht. $^{180}/_{1}$.

a = Aeussere Peribranchialwand; *b* = innere Peribranchialwand; *bl* und bl_1 = Blastozooide resp. die älteste Knospe des Oozooids; *c* = äusserer Cellulosemantel; *cl* = Cloake; *dd* = darmumspinnende Drüse; *e* = Egestionsöffnung; *ec* = Ektodermepithel; *ed* = Enddarm; *eg* = Eingeweideganglion; *en* = Entoderm; *es* = Endostyl; *h* = Hoden; *h*: = Herz; *i* = Ingestionsöffnung; *ks* und ks_1 = Kiemenspalten; *kst* = Knospenstiel; *lm* = Längsmuskel; *m* = Magen; *mg* = Mantelgefässe; *ml* = Mantellappen zur Befestigung; *ms* = Mesenchym; *n* = dorsaler Nervenstrang; *nr* = Nervenrohr; *oo* = Oozooid oder Embryozooid; *ov* = Eierstock; *p* = Peribranchialräume; *pc* = Pericardium; *st* = sog. Stolonen.

Hinterwand der Entodermblase angelegt. Ueber das Auftreten der Kiemenspalten machte bereits Kowalevsky nähere Angaben, die allerdings mit den späteren Julin's (p. 877) nicht ganz übereinstimmen. Alle vier Spaltenreihen bilden sich ziemlich gleichzeitig, nur eilen die vorderste und hinterste in der Entwickelung etwas voran; denn hier sind bereits die einzelnen Perforationen durchgebrochen, während in den beiden mittleren Reihen nur die Anlagen derselben nachweisbar sind, welche durch eine Verdichtung und Verdunkelung des Gewebes an den entsprechenden Stellen sich kundgeben (Textfig. 203 *D*). Julin hat später den Vorgang so gedeutet, dass alle Spaltenanlagen einer Querreihe durch eine streifenförmige Verdickung des entodermalen Kiemendarmepithels verbunden seien und er glaubte diese Erscheinung darauf zurückführen zu können, dass die zahlreichen zu einer Querreihe gehörenden und als selbstständige Perforationen entstehenden Spiracula des Blastozooids phylogenetisch aus einem einzigen grossen Querschlitz hervorgegangen sind. Ueber die Spaltenbildung äussert sich Kowalevsky ganz zutreffend: „Was die ersteren (die sich bildenden Kiemenspalten) betrifft, so sehen wir hier eine wellenförmige Biegung der Wandungen des Kiemensackes; dieselben sind stellenweise bedeutend verdickt und stossen an ebenfalls schwach verdickte Stellen der äusseren Kiemenwand (resp. inneren Wand des Perithoracalraumes). Diese wellenförmigen Auftreibungen des Kiemensackes können wohl als kleine Ausstülpungen der Häute nach oben angesehen werden. An den Stellen, wo die beiden Häute verschmelzen, entsteht ein Loch, die Kiemenspalte."

Die wichtigste Controverse, die bereits oben berührt wurde, betrifft die Entstehung des Nervensystems. So wie bei anderen Knospen der Ascidien fand Kowalevsky auch hier ein dorsales Nervenrohr vom Kiemendarm sich abspalten. Vorn erweitert sich der Dorsaltubus zur Flimmergrube, die in den Kiemendarm durchbricht; hinten zieht er sich in einen Nervenstrang aus, der sich bis zwischen die Darmschlinge verfolgen lässt und hier zum Eingeweideganglion anschwillt (Textfig. 203 *D*, *E*). Hjort, Caullery und Bonnevie sahen ebenfalls das primäre Nervenrohr entodermal entstehen, und zwar als eine nach vorn gerichtete, dort zunächst blind endigende Ausstülpung. Später schnürt sich der Dorsaltubus vom Kiemendarm ganz ab, öffnet sich dann wieder mit dem verdickten Vorderende als Flimmergrube in die Kiemendarmhöhle. Ganglion und Neuraldrüse entstehen durch Wucherung der Wandungen des Nervenrohrs an zwei bestimmten Stellen. Niemals soll das Neuralrohr durch die ganze Länge einer Knospe hindurchziehen, sondern höchstens bis ungefähr zur Mitte reichen. Dass das Dorsalrohr sich in Flimmergrube, Ganglion und dorsalen Nervenstrang resp. Visceralnerv differenzirt, hat auch Salensky erkannt, aber er nimmt an, wie bereits oben erwähnt wurde, dass das Nervenrohr schon frühzeitig in der Primordialknospe vom Ektoderm gebildet wird und bei der Theilung in die Secundärknospen auf diese übergeht. Bonnevie sah dagegen die jungen, längs-

gestreckten Knospen, die frei im Cellulosemantel liegen, noch ohne jede Andeutung eines Nervenrohres. Das Ektoderm erweist sich stets durchaus einschichtig, und zu keiner Zeit tritt eine Abspaltung von Ektodermzellen ein, die sich zum nervösen Centralorgan verwandeln würden. Dieses entsteht vielmehr entodermal. Nur Julin lässt mit Salensky das Nervensystem der Knospen ektodermal seinen Ursprung nehmen, unterlässt aber jede genauere Angabe über die Art und Weise des Vorgangs. Er meint, alle Angaben über einen entodermalen Ursprung des Nervenrohrs seien darauf zurückzuführen, dass die frühesten Bildungsvorgänge übersehen und in Wahrheit spätere Stadien für sehr frühe angesehen worden seien.

2. Die spätere Knospenbildung an Blastozooiden. Die allgemein festgestellte Thatsache, dass sich im gemeinsamen Cellulosemantel älterer *Distaplia*-Stöcke häufig sehr zahlreiche Knospen auf den verschiedensten Ausbildungsstufen vorfinden, musste die Frage nahe legen, ob die von Della Valle beobachtete Knospung des Embryos die einzige Art der ungeschlechtlichen Vermehrung ist und ob nicht, so wie bei fast allen anderen Ascidien, ausser dem Oozooid auch die Blastozooide Knospen treiben. Von der Annahme, dass die durch Knospung entstandenen Individuen selbst wieder Knospen bilden können, war auch Kowalevsky ausgegangen, aber es war ihm nicht gelungen, den Nachweis dafür zu erbringen; denn die kleinen dreischichtigen Knospenanlagen fanden sich bereits vollkommen isolirt im Cellulosemantel. Neben diesen Knospen liegen im ganzen Mantel zerstreut, besonders aber an den Rändern der Colonie, in der Nähe der Endanschwellungen der fadenförmigen abdominalen Gefässanhänge, Zellgruppen von verschiedener Grösse und Gestalt. Kowalevsky hielt es für möglich, ohne es allerdings erweisen zu können, dass diese kleinen Zellgruppen die ersten Stadien der von den Blastozooiden sich ablösenden Knospen darstellen. Es hat sich aber diese Auffassung nicht bestätigt, und gegenwärtig muss es als gewiss gelten, dass weder bei *Distaplia* noch *Colella* (Caullery) an den vom hintersten Körperende ausgehenden ektodermalen Fortsätzen Knospen entspringen. Wie aber in Wirklichkeit die Knospen der späteren Blastozooidgenerationen sich bilden, blieb lange unbekannt.

Uljanin (1884) glaubte, dass die Blastozooide überhaupt keine Knospen mehr entwickeln, sondern sich lediglich geschlechtlich fortpflanzen; er nahm an, dass alle Knospenanlagen, die in einem Stock vorhanden sind, von den in den Blastozooiden sich entwickelnden Embryonen abstammen. Bevor die Larven aus der Colonie ausschlüpfen, sollen die embryonalen Knospen aus dem Cellulosemantel der Larve in den gemeinsamen Mantel des Stockes hinüberwandern und hier auch verbleiben. „Ein Theil der aus der Colonie ausschlüpfenden Larven würde nach dieser Vermuthung nur einige von ihnen producirte Knospen mit sich weit von der Colonie mitschleppen, während die übrigen Knospen, die in der Colonie geblieben sind, zur Bildung neuer Individuen der alten

Colonie verbraucht würden." Ueberdies bleiben, ähnlich wie bei anderen Synascidien, manche Larven im *Distaplia*-Stock zurück. Diese nicht ausschwärmenden Larven mit ihren Knospen dienen, wie Uljanin annimmt, wahrscheinlich zur Bildung neuer Verzweigungen der Colonie.

Im Gegensatz zu dieser Auffassung Uljanin's hat zuerst Lahille (1890) das Auftreten von Knospen an den Blastozooiden behauptet und angenommen, dass diese späteren Knospengenerationen in eigenartiger Weise an einem „stolon méroblastique" entstehen (p. 1021). Auch Salensky nimmt an, dass die erwachsenen Blastozooide sich durch Knospen vermehren können, obwohl er diesen Vorgang nicht beobachtet hat. Erst aus den Beobachtungen von Hjort und Bonnevie und besonders Julin ergab sich, dass die Knospen an den Blastozooiden sich genau so bilden, wie die Primordialknospe am Oozooid. Es sind auch nicht alte Thiere, die knospen, sondern jüngere, und die dreiblätterige Knospe löst sich sehr früh und rasch vom Mutterthier ab. Aufgefallen ist es mir aber doch, dass eine gute Abbildung fehlt, die den Zusammenhang von Blastozooid und Knospenanlage zeigt. Das Knospenentoderm entsteht als eine Ausstülpung des hinteren Blindendes des linken Epicardialrohrs und verhält sich weiterhin genau so wie in der Primordialknospe resp. in deren Theilknospen, so dass die oben für diese gegebene Beschreibung auch hier vollauf Gültigkeit hat. Die späteren Knospengenerationen unterscheiden sich ziemlich auffallend dadurch von den Oozooidknospen, dass sie schon als dreiblätterige Anlagen im Mesoderm Geschlechtszellen erkennen lassen, während die erste Knospengeneration des Stockes niemals, auch im Alter nicht, Sexualzellen entwickelt. Ob schon die zweite Knospengeneration geschlechtsreif wird, ist vielleicht zweifelhaft; jedenfalls aber reifen in den zwitterigen Zooiden, die überhaupt die Geschlechtsreife erlangen, zuerst die Hoden und erst später die Eier (*Distaplia magnilarva*, *D. rosea*. p. 626).

Julin hebt ausdrücklich hervor, dass er die jugendlichen Knospenanlagen der Blastozooide, im Gegensatz zur Primordialknospe, niemals in Theilung beobachtet habe. Es widerspricht das aber den Befunden Kowalevsky's, dessen ausgezeichnete Abbildungen keinen Zweifel darüber aufkommen lassen können, dass solche Theilungen vorkommen. Die grossen, wohldifferenzirten weiblichen Sexualzellen in den jungen Knospen verrathen mit Gewissheit, dass es sich nicht um theilende Primordialknospen, sondern um spätere, an Blastozooiden älterer Stöcke entstandene Gemmen handeln muss.

So wie in der Gattung *Distaplia* knospen auch die Blastozooide älterer diöcischer Stöcke der *Colella*. Gewisse Stöcke dieser Gattung zeichnen sich durch eine pilzförmige Gestalt aus und sind in einen Kopf- und Stielabschnitt gegliedert. Caullery fand in diesen Cormen zwei verschiedene Arten Knospen. Unmittelbar beim Kopfabschnitt liegen *Distaplia*-ähnliche Knospen, die ein zartes, dünnwandiges Ektodermepithel besitzen und keinerlei Reservestoffe führen. Die ältesten

dieser Knospen treten in den Kopfabschnitt selbst ein. Im Stiel des Stockes findet sich in weiterer Entfernung vom Kopf eine zweite Art Knospen, die durch ein dickes, reich mit Reservestoffen erfülltes Ektoderm ausgezeichnet sind. In ihrem Innern führen sie Zellhaufen, die das Entoderm und Mesoderm der anderen Knospen vertreten, und aus denen sich, soweit dies beobachtet werden konnte, alle Organe, mit Ausnahme des Hautepithels, entwickeln. Es scheint, dass diese Knospenanlagen sich nicht sofort weiterbilden, sondern zuerst ein Ruhestadium durchmachen. Diese zweite Knospenart findet sich nur in den pilzförmigen Stöcken, in den anderen fehlt sie. Uebrigens kommen ausser diesen beiden extremen Formen auch solche Knospen vor, die mit einer wechselnden Menge Reservematerials ausgestattet sind und als Uebergangsformen zu betrachten sind. Mich hat die Beschreibung, die Caullery von den Reservestoffe und Mesodermzellhaufen führenden *Coleila*-Knospen giebt, an meine Beobachtungen der Nährkammern der *Clavelina*-Knospen (p. 986) erinnert. Allerdings liegen diese nicht isolirt im Cellulosemantel und werden auch niemals direct zu Blastozooiden, sondern dienen bloss dazu, den wahren Knospen, mit denen sie innig verbunden sind, Nährstoffe zuzuführen.

4. Die pylorische Knospung der Didemniden und Diplosomiden.

(Tafel XXXII, Fig. 2, 8, 9.)

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Didemniden und Diplosomiden (bourgeonnement pylorique Giard's) unterscheidet sich dadurch auf den ersten Blick in bemerkenswerther Weise von allen anderen bisher behandelten Knospungsweisen, dass ein jedes neue Individuum nicht aus einem einheitlichen, ungetheilten Stück des Mutterorganismus hervorgeht, sondern dass zwei, lange Zeit ziemlich scharf gesonderte Knospenausstülpungen sich erheben, um erst nachträglich zu einem Blastozooid zusammenzufliessen. Diese Thatsache hatte bereits MacDonald (1859) beobachtet und daraufhin, sowie auf Grund des Vorkommens von zwei Kiemendärmen bei einheitlichem Abdomen, den Gattungsnamen *Diplosoma* aufgestellt. Seine Vorstellungen über die Entwickelung des *Diplosoma* waren aber sehr ungenau. Wenige Jahre später beschrieb Gegenbaur (1862) die erste Knospenbildung am Embryo etwas genauer und unterschied neben der Anlage zum Kiemendarm noch eine besondere „Darmsprosse" oder „Eingeweideknospe". Später hat dann besonders Ganin (1870) diesen Entwickelungsmodus näher untersucht und die beiden zur Bildung eines Zooids zusammentretenden Theile als Brustknospe (Thoracalknospe = gemma peritoneale Della Valle's) und Bauchknospe (Abdominalknospe Giard's, gemma esofagea Della Valle's) unterschieden. Aus der Thoracalknospe sollten sich bilden der Kiemendarm, das Nerven- und Muskelsystem und, aus einem be-

sonderen stielförmigen Fortsatz, der Oesophagus und Enddarm; aus der Abdominalknospe: der übrige grössere Theil des Verdauungstractus, die Geschlechtsorgane und das Gefässsystem.

Die Untersuchung Ganin's, die für die damalige Zeit, im Hinblick auf die ausserordentlichen Schwierigkeiten, die das Object bietet, gewiss eine bemerkenswerthe Leistung darstellt, konnte aber bald den strengeren Anforderungen nicht mehr genügen, nachdem einmal die bedeutsamen Arbeiten Kowalevsky's über die Knospung anderer Ascidientypen veröffentlicht waren. Es dauerte aber lange Zeit, bis die sehr verwickelten Vorgänge in einigermaassen befriedigender Weise festgestellt wurden. Vor allem sind hier zu nennen die Untersuchungen von Della Valle, Salensky und Caullery. Leider differiren die Angaben auch dieser Autoren in einigen wesentlichen Punkten nicht ganz unbeträchtlich, so dass die Knospungsvorgänge bei Didemniden und Diplosomiden noch immer nicht als vollkommen aufgehellt angesehen werden können.

So wie wir bereits bei anderen Synascidien, im Besonderen bei den Distomiden (p. 1018 fg.), die frühen Knospungsvorgänge am embryonalen Oozooid und die späteren Knospenbildungen an den Blastozooiden unterscheiden mussten, werden wir auch bei den Diplosomiden und Didemniden diese beiden Modi der ungeschlechtlichen Fortspflanzung auseinanderzuhalten haben. Auch hier handelt es sich, wie überall, nicht um zwei ganz verschiedene Typen der Knospung, sondern nur um Modificationen eines Typus. Allerdings scheinen, nach den bisher vorliegenden Angaben, die Unterschiede bedeutender zu sein, als in anderen Familien.

a. Die Knospenbildung an den Blastozooiden.

Knospen an den ausgebildeten Zooiden von *Diplosoma* hatte bereits Milne Edwards beschrieben. Zweifellos sind aber die meisten, vielleicht alle von diesem Beobachter als Knospen gedeuteten Gebilde gar keine Knospen, während andererseits wahre Knospen für in Entwickelung begriffene Eier gehalten wurden. Vollkommene Klarheit haben in dieser Beziehung erst die Untersuchungen von Ganin und Giard gebracht, während die späteren Angaben von Della Valle (1881) auch die Details dieses Knospungsvorgangs in einer für die damalige Zeit durchaus rühmenswerthen Weise klar zu legen schienen.

Die Bildung der **Abdominalknospe** beginnt mit einer Ausstülpung des Oesophagus, die eine bruchsackartige Erhebung des ektodermalen Hautepithels vor sich herschiebt, und zwischen den beiden Epithelien finden sich in der primären Leibeshöhle Mesenchymzellen. Die Anlage der Abdominalknospe ist also dreischichtig. Das hat bereits Della Valle richtig erkannt, übersehen aber hat er, dass auch das mütterliche Epicard, das man freilich zur damaligen Zeit überhaupt noch nicht kannte, in die Abdominalknospe eintritt. Allerdings ist das

Organ auf älteren Stadien auch Della Valle nicht unbemerkt geblieben, aber er hielt es für „due foglietti peritoneali", das sind die Peribranchialwände, deren Herkunft in der Abdominalknospe freilich nicht genau festgestellt werden konnte. Die grosse Bedeutung des Epicards bei der Bildung der ersten Knospe am Oozooid des *Didemnum* und *Diplosoma* wurde zuerst von Salensky erkannt (vergl. unten p. 1037), und ganz ähnliche Verhältnisse fand Caullery bei der Entstehung der späteren Blastozooidgenerationen. Die knospenden Blastozooide führen zwei getrennte, vom Kiemendarm frühzeitig sich ablösende Epicardialröhren, die beide je einen Fortsatz in die Abdominalknospe entsenden. In dieser verwachsen die hinteren Blindenden der Epicardialröhren, so dass ein einheitliches, u-förmig gebogenes Organ entsteht. Später soll sich der mittlere, die beiden Schenkel verbindende Theil abschnüren und zum primären Herz- oder Primordialbläschen der Knospe werden, das sich in der bekannten Weise zu dem doppelwandigen centralen Gefässapparat ausbildet. Dieser bleibe mit den beiden Epicardialtuben der Abdominalknospe verwachsen, obwohl allerdings die Communication der Pericardialhöhle mit dem Lumen der Epicardialröhren sich geschlossen hat. Della Valle sah ebenfalls das primäre Herzbläschen im engsten Zusammenhang mit dem „foglietto parietale" entstehen, aber er dachte sich den Vorgang einfacher, als er in Wirklichkeit verläuft: „Finalmente, nell fondo dell'ansa, sotto il foglietto parietale, si organizza anche il cuore, in forma di piccolo sacco interamente chiuso, che non tarda ad incominciare le sue pulsazioni."

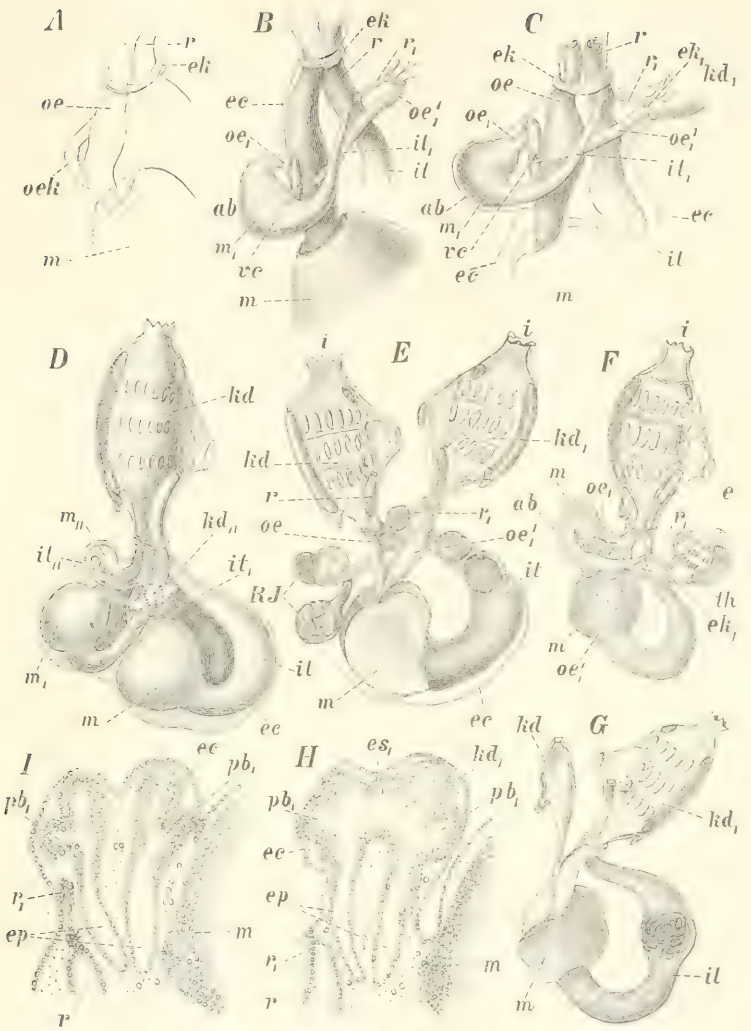
Das in die Abdominalknospe eingewanderte Mesenchym liefert das Bindegewebe, die Muskelfaserzellen und die Geschlechtsorgane im hinteren Leibesabschnitt der Knospe. Es scheinen, wie auch bei manchen anderen Ascidien, die Geschlechtsorgane von den mütterlichen Sexualorganen aus sich abzuspalten. Das hat bereits Della Valle für die Eizellen der Knospe als wahrscheinlich hingestellt: „e, certo, in tal caso non è improbabile che una porzione del blastema ovarico sia emigrato da madre a figlio". Pizon und Caullery haben später eine ähnliche Auffassung vertreten.

Die bedeutungsvollsten Veränderungen durchläuft in der Knospenanlage die Ausstülpung des mütterlichen Oesophagus, und bereits Della Valle hat diese nicht leicht zu verfolgenden Vorgänge im Wesentlichen zutreffend erkannt. Zunächst spaltet sich ein kurzer, wurstförmig gekrümmter Schlauch unvollständig vom Oesophagus ab (Textfig. 204 *A*). Das Vorderende bleibt lange Zeit mit dem Oesophagus verbunden, während das Mittelstück zu einer grossen u-förmigen Schleife sich biegt und das ursprüngliche Hinterende nach seiner Abschnürung vom Oesophagus dorsal zu wächst und sich an den Enddarm des Mutterthieres dicht anlegt. Auf diesem Stadium lässt sich bereits aufs deutlichste nachweisen, dass die ösophageale Ausstülpung den weitaus grössten Theil des Verdauungstractus der Knospe bildet. Der vorderste, in den

mütterlichen Oesophagus einmündende Abschnitt wird zum hintersten, in den Magen einmündenden Oesophagustheil der Knospe, das erweiterte Mittelstück wird zum Magen, der sich verjüngende, blind endigende Theil zum aufsteigenden Ast des Intestinums (Textfig. 204 *B* und *C*). Erst später löst sich der Darmtractus der Abdominalknospe vollkommen vom mütterlichen Oesophagus ab, indem dieser — nach Della Valle — ein kurzes Rohr (una piega o doccia) abspaltet, das die Oesophagusanlage der Abdominalknospe mit der der Thoracalknospe in Verbindung setzt (Textfig. 204 *C*, *D* und *F*).

Die Bildung der **Thoracalknospe** ist in sehr verschiedener Weise beurtheilt worden, und die Angaben auch der letzten Beobachter stimmen in wesentlichen Punkten nicht ganz überein. Da ich keine Gelegenheit hatte, die controversen Fragen selbst zu prüfen, werde ich mich in der folgenden Darstellung hauptsächlich an Caullery halten. So wie die Abdominalknospe, ist auch die Anlage der Thoracalknospe dreiblätterig. In die ektodermale Erhebung treten Mesenchymzellen ein und ebenso Fortsätze des Epicards; im Gegensatze aber zu den Abdominalknospen und entgegen den Angaben Lahille's und Salensky's betheiligt sich der Oesophagus des Mutterthieres in keiner Weise am Aufbau der Thoracalknospen, nur eine kleine Ausstülpung des mütterlichen Rectums tritt in diese ein. Die Ektodermausstülpung liefert lediglich die ektodermale Leibeswand; das eingewanderte Mesenchym bildet die Musculatur und das Bindegewebe des vorderen Leibesabschnitts der Knospe. Alle anderen Organe entstehen vom Epicard aus. Della Valle hatte angenommen, dass in der Thoracalknospe der Didemniden, so wie bei Botrylliden, das äussere Peribranchialepithel (foglietto esterno della sierosa peritoneale) wenn auch nicht den ganzen Darmcanal, so doch wenigstens den Kiemendarm und einen Theil des Oesophagus der Knospe liefert. Jourdain und Caullery wiesen nach, dass diese Aufgabe dem mütterlichen Epicard zufällt. Eine jede der beiden Epicardialröhren entsendet eine langgestielte birnförmige Ausstülpung, deren ventrales Blindende eine stark verdickte Wandung besitzt (Textfig. 204 *I*). Die beiden Ausstülpungen vereinigen sich an ihren distalen Blindenden zu einer umfangreichen, dickwandigen Blase, an der zwei Stiele (die beiden Epicardialröhren) sitzen (Textfig. 204 *II*). Der unpaare Blasentheil stellt die Anlage des Kiemendarms der Knospe dar. Erst viel später trennen sich die beiden Epicardröhren vom Kiemendarm der Knospe ab. So wie bei manchen der vorher besprochenen Knospungsarten, entstehen auch hier aus der Kiemendarmanlage in der Thoracalknospe die beiden Peribranchialräume als zwei gesonderte Ausstülpungen, die sich erst nachträglich auf der Dorsalseite zur Cloake vereinigen. Jede der beiden Peribranchialanlagen tritt an einer der beiden anfangs gesonderten Epicardialröhren auf. Entodermal entsteht auch das primäre Nervenrohr, und zwar als ein Divertikel des ursprünglich linken Epicardialtubus. Aus dem Nervenrohr bildet sich die Flimmergrube und der Flimmergrubencanal,

Fig. 204.



Pylorische Knospung bei *Didemnum Benda* (*A—G*) und *Diplosoma gelatinosum* (*H, I*). (Nach Della Valle und Caullery.)

A = Auftreten der ösophagealen Ausstülpung. *B* und *C* = Zwei weiter fortgeschrittene Stadien der abdominalen und thoracalen Knospe. *D* = Thier mit einer wohlausgebildeten Abdominalknospe und einer vollständigen Enkelknospe, die aus Abdominal- und Thoracalknospe besteht; die Bildung einer thoracalen Tochterknospe ist unterblieben. *E* = Thier mit einer vollständig ausgebildeten Thoracalknospe, einem rückgebildeten Individuum eng verbunden. *F* = Verbindung der Thoracal- und Abdominalknospe zu einem Individuum. *G* = Regeneration des Kiemendarms durch Auftreten einer Thoracalknospe. *H* und *I* = Zwei Querschnitte durch eine in Bildung begriffene Thoracalknospe. $^{\text{oeo}}{}_{1}$.

ab = Abdominalknospe; *e* = Egestionsöffnung; *ec* = Ektodermepithel; *ek* = Ektodermkragen (colletto ectodermico); *ep* = Epicard; *es* = Endostyl; *kd* = Kiemendarm; *i* = Ingestionsöffnung; *it* = Intestinum; *m* = Magen; *oe* = Oesophagus; *oe* = der aus der Thoracalknospe stammende Theil des Oesophagus; *oek* = die Oesophagusausstülpung in der Abdominalknospe; *pb* = Peribranchialraum; *r* = Rectum; *RJ* = Rückgebildetes Individuum; *th* = Thoracalknospe; *vc* = Verbindungscanal zwischen den Oesophagusabschnitten der abdominalen und thoracalen Knospe. Durch einen oder zwei der Buchstabenbezeichnung unten angefügten Striche ist angedeutet, dass das betreffende Organ der Tochter- oder der Enkelknospe zugehört.

und eine dorsale Wucherung an diesem lässt das Ganglion hervorgehen. Aus der rechten Epicardialröhre, da wo diese in den Kiemendarm übergeht, entsteht der grössere, vordere Abschnitt des Oesophagus der Knospe. An der Bildung der Thoracalknospe betheiligt sich auch eine röhrenförmige Ausstülpung des mütterlichen Rectums, und zwar bildet sie das Rectum des Knospenthieres (Tafel XXXII, Fig. 8 u. 9).

Die Thoracal- und Abdominalknospe sind anfangs nicht direct miteinander verbunden, sondern stehen nur durch bestimmte, dem Mutterthier verbleibende Organe im Zusammenhang. Wenn später die beiden getrennten bruchsackartigen Ektodermerhebungen zu einer Knospe zusammenfliessen, haben sich auch die einzelnen getrennten Darmabschnitte zu einem einheitlichen Organ zusammengefunden, dessen Windungen den normalen Verlauf zeigen. Die Art der Vereinigung hat bereits Della Valle eingehend beschrieben, und sie führt dazu, dass der nach vorn gerichtete Intestinalast der Abdominalknospe mit dem Rectum der Thoracalknospe und ebenso die beiden Abschnitte des Oesophagus sich miteinander vereinigen. Die Rectalausstülpung des Mutterthieres schnürt sich an ihrer Basis ab und verwächst mit dem verjüngten Ende der vom Oesophagus aus entstandenen Darmschleife der Abdominalknospe. Es ist behauptet worden, dass das Endstück des Intestinums, bevor die Verwachsung eintritt, in das Rectum des Mutterthieres einmündet, und die Vereinigung würde dann dadurch erfolgen, dass das Stück des mütterlichen Rectums, das zwischen der Einmündungsstelle des Intestinums und des Rectums der Knospen liegt, sich ebenfalls abschnürt und die Verbindung dieser beiden Stücke zum Enddarm herstellt. Darnach wäre es vielleicht am zweckmässigsten, so wie ich es in der Bezeichnung von Textfig. 204 gethan habe, nur den Theil der Intestinalschleife als Rectum zu bezeichnen, der in der Thoracalknospe vom mütterlichen Rectum aus entsteht, und scharf vom aufsteigenden Intestinalast zu unterscheiden, der in der Abdominalknospe sich bildet und auf eine ösophageale Ausstülpung zurückzuführen ist. Im ausgebildeten Thier lässt sich allerdings diese Grenze nicht mehr erkennen.

Ebenso wie der Enddarm, setzt sich auch der Oesophagus der Knospe aus zwei Theilen zusammen, die, weit voneinander entfernt, in der Thoracal- und Abdominalknospe sich bilden. Die Oesophagusausstülpung des Entoderms der Thoracalknospe wächst zu einer langen Röhre aus, die ein wenig hinter dem Oesophagusursprung der Abdominalknospe sich an den mütterlichen Oesophagus ansetzt. Von diesem löst sich dann das bereits oben (p. 1030) erwähnte canalartige Stück (piega o doccia) ab, so dass beide Oesophagusabschnitte verbunden erscheinen (Textfig. 204 *B* und *C*).

Nachdem sich die Vereinigung der beiden Knospenanlagen zu einem Tochterblastozooid vollzogen hat, bleibt dieses zumeist in der allernächsten Nähe des Mutterthieres liegen. Wenn dann das Tochterthier Enkelknospen treibt, erfährt häufig das Mutterthier eine Rückbildung, und so kommt es, dass sich in dem Stock, dessen Blastozooide in lebhafter ungeschlechtlicher Vermehrung begriffen sind, überaus häufig die Thiere in paarweiser Anordnung finden.

Häufig bilden sich bei Diplosomiden und Didemniden die beiden Knospen nicht gleichzeitig, und oft geschieht es auch, dass überhaupt nur eine Knospe, sei es die thoracale oder abdominale, zur Ausbildung gelangt. Auf diese Weise entstehen sehr eigenartige Gruppen von ausgebildeten Individuen und Knospen. Eine am Mutterthier vollständig entwickelte Thoracalknospe zeigt Textfig. 204 *E*: man sieht zwei Vorderabschnitte einer gemeinsamen Darmschleife aufsitzen, und neben dieser liegen noch Reste eines älteren, rückgebildeten Zooids. Eine Abdominalknospe hat das in Textfig. 204 *D* abgebildete Thier entwickelt. Obwohl die neue Darmschleife noch nicht ihre volle Grösse erreicht hat, bildete sich doch schon an ihr abermals eine neue Abdominalknospe. Eine solche frühzeitige Knospung wurde bereits mehrfach beobachtet und scheint auch bei der Bildung des Thorax eintreten zu können. Wenigstens deutet Della Valle die junge Thoracalknospe in Textfig. 204 *D* als eine Enkelknospe und nimmt, wohl mit Recht, an, dass in diesem Fall eine thoracale Tochterknospe überhaupt nicht entstanden ist. Häufig ist das Auftreten einer Thoracalknospe mit der Rückbildung des vorderen Leibesabschnittes verbunden (Textfig. 204 *G*), und das führt zu den bekannten Erscheinungen der Regeneration des Vorderabschnitts von dem hinteren, abdominalen Körpertheil aus. Weiter unten werden diese Vorgänge noch näher besprochen werden.

b. Die Knospenbildung am Oozooid.

Bei allen Diplosomiden und Didemniden bildet sich die erste Knospe des Oozooids sehr früh. Bei Didemniden scheint freilich die geschwänzte Larve in der Regel erst ein noch ganz unvollkommen ausgebildetes Blastozooid zu tragen; in manchen Fällen aber besitzt dieses bereits einen wohlentwickelten, mit drei Spaltenreihen ausgestatteten Kiemendarm, wie das Lahille für *Didemnum cereum* (vergl. Textfig. 163 *C*, p. 783) beschrieben und abgebildet hat. Allerdings darf nicht verschwiegen werden, dass Salensky (1895) diese Angabe Lahille's als „ganz entschieden unrichtig" bezeichnet hat. Bei *Diplosoma* bildet sich, wie zuerst Gegenbaur klar erwiesen hat, die Knospe beträchtlich früher (Textfig. 163 *B*), und am Embryo schon, noch bevor er als geschwänzte Larve ausschlüpft, hat das erste Blastozooid nahezu die Grösse des Mutterorganismus erreicht, so dass die beiden Thiere wie Zwillinge erscheinen, ohne es freilich in Wirklichkeit zu sein. Wenn das frei-

schwimmende Larvenstadium gewonnen ist, beginnt das erste Blastozooid mit der Knospung der dritten Generation. Bei *Diplosoma Listeri* besitzt die Larve nur winzig kleine Anlagen zu dieser Generation, bei *Leptoclinum Lacazei* dagegen sind auch diese jüngsten Knospen bereits so weit vorgeschritten, dass ihr Kiemendarm vier Spaltenreihen erkennen lässt (Textfig. 163*D*). Es lässt sich demnach eine ganz continuirliche Reihe aufstellen, die uns zeigt, dass innerhalb der Gruppe der Didemniden und Diplosomiden eine ganz allmähliche Verschiebung der Knospenbildung am Oozooid in ein immer früheres Embryonalstadium zurück stattfindet. Bei den meisten Ascidien tritt die Knospung erst nach der Festsetzung der Larve auf (stoloniale Knospung, postabdominale Theilung der Polycliniden), bei vielen (*Distaplia*, Botrylliden) sind Knospenanlagen schon in der geschwänzten Larve und sogar im Embryo zu beobachten, aber die Knospen erreichen erst viel später ihre volle Ausbildung. Am frühesten aber beginnt die erste Blastozooidbildung bei den Diplosomiden*).

Diese Verschiebung des Auftretens einer organischen Bildung in ein früheres Embryonalstadium hat Perrier (1902) „Tachygénèse" genannt (vergl. oben, p. 916 fg.), indem er unter diesem Namen eine ganze Reihe, im Thierreich weit verbreiteter Erscheinungen zusammenfasste. Es handelt sich aber hierbei lediglich um einen neuen Namen für einen alten, seit langer Zeit bekannten Begriff, und im Besonderen die Knospenbildung bei Embryonen der Ascidien wurde längst in der Weise aufgefasst, wie es jetzt Perrier thut. Ich hatte bereits 1885 betont, die Knospung der *Didemnum*-Larven „dürfte am wahrscheinlichsten als in ein früheres Entwickelungsstadium zurückverlegt anzusehen und von einem ähnlichen Modus der Knospenbildung abzuleiten sein, wie er von Kowalevsky für *Didemnum styliferum* beschrieben wurde". Nachdem sich aber jetzt gezeigt hat, dass Kowalevsky's *Didemnum* in Wirklichkeit eine *Distaplia* ist und dass die embryonale Knospung der Didemniden und Diplosomiden in einer ganz anderen Weise erfolgt, als ich früher angenommen habe, ist der letzte Theil meiner Annahme nicht mehr zutreffend, und es handelt sich bei *Diplosoma*-Larven um eine frühzeitig auftretende pylorische Knospung.

Wenn jetzt diese Auffassung als die fast allgemein herrschende bezeichnet werden darf, so war sie es doch früher nicht, und auch jetzt noch scheint Salensky einen anderen Standpunkt zu vertreten. Bereits Gegenbaur (1862) war bei der Untersuchung der Entwickelung des *Diplosoma gelatinosum* zu dem Schluss gekommen, dass das Oozooid und erste Blastozooid nicht als zwei aufeinander folgende Generationen, sondern als Zwillingsbildungen anzusehen seien: „Es gehen somit aus einem

*) Nach Caullery (1895) sollen dagegen alle *Leptoclinum*-Larven, im Gegensatz zu *Diplosoma*, nur ein einfaches Zooid darstellen und keine wohlausgebildeten Knospen tragen.

einzigen Ei zwei anfänglich untereinander verbundene Individuen hervor, von denen das eine früher als das andere zur Ausbildung kommt, obgleich beide schon von Anfang an gleichzeitig in der Larve angelegt waren." Bei der Bildung dieser beiden ersten Individuen wird nach und nach das ganze Embryonalmaterial aufgetheilt, und nur mit dieser Einschränkung fasst Gegenbaur diesen Entwickelungsvorgang als Knospung auf. Bei der Entstehung der Darmschleife spricht er allerdings ohne Einschränkung von dem Auftreten einer besonderen „Darmsprosse" oder „Eingeweideknospe".

Auf einem im Wesentlichen gleichen Standpunkt steht Ganin (1870), der einige Jahre später die *Diplosoma*-Entwickelung etwas genauer als Gegenbaur untersucht hat. Er fasst das Ergebniss seiner Untersuchung dahin zusammen: „Aus einem Ei von *Didemnum gelatinosum* entwickelt sich ein Embryo und eine Larve, aus dieser aber zwei Ascidien. Diese zwei Individuen entstehen als Knospen auf dem Körper der Larve. Auf der Oberfläche der Hautschicht der Larve nämlich bilden sich vier Knospen, zwei Brust- und zwei Bauchknospen, von denen später je zwei zu einem Individuum sich verbinden." Die Art und Weise, wie diese beiden ersten Knospenpaare am Embryo sich bilden und zu zwei Blastozooiden zusammentreten, soll die gleiche sein, wie bei der Entstehung der späteren Generationen in älteren Stöcken (vergl. oben, p. 1028 fg.). Mit Recht aber wendet Salensky gegen die Auffassung Ganin's ein, und dasselbe gilt auch gegenüber Gegenbaur: „Wenn die beiden aus dem Ei sich bildenden Individuen als Knospen auf dem Larvenleibe sich bilden sollen, so fragt es sich: was soll denn der eigentliche Körper der Larve darstellen?" Nach Ganin verwandelt sich der eigentliche Embryonalleib in den Ruderschwanz und die anderen provisorischen Larvenorgane (Sinnesblase, Sinnesorgane etc.), aber es findet diese Auffassung in der von Ganin selbst gegebenen Beschreibung kaum eine genügende Stütze.

Salensky (1894) kommt in seinen letzten Untersuchungen insofern zu einem ähnlichen Ergebniss wie die letztgenannten Autoren, als auch er das Oozooid und das erste Blastozooid nicht als zwei aufeinander folgende Generationen, als Mutterthier und Knospe, auffasst, sondern als Zwillingsthiere derselben Generation. Während aber Gegenbaur und Ganin den eigentlichen Embryonalkörper, die erste Generation, überhaupt nicht seine Entwickelung vollenden, sondern zugrunde gehen lassen, wenn die zwei ersten Knospen, die zweite Generation, sich entwickeln, hält Salensky die beiden ersten und ältesten Individuen des Stockes für die erste, direct aus dem Ei entstandene Generation. Nach Salensky vollzieht sich schon auf frühen Embryonalstadien eine Spaltung des Materials in zwei Theile, so dass als das Resultat der Embryonalentwickelung nicht ein einziges Individuum, sondern ein Zwillingsembryo erscheint, der sich aus einem dorsalen und ventralen Thier zusammensetzt. Die Verdoppelung betrifft aber nur den Rumpf-

abschnitt, denn hinten bleibt der unveränderte Larvenschwanz bestehen, der aus dem Dorsalthier entspringt und daher auch meines Erachtens diesem zugerechnet werden muss. Das Dorsalthier zeichnet sich überdies auch dadurch vor dem anderen aus, dass es die allen freischwimmenden Ascidienlarven zukommende Sinnesblase mit Auge und Statolith besitzt. Der ganze nervöse Apparat des Dorsalthieres entsteht direct durch Umwandlung des primären Nervenrohres des noch einheitlichen Embryos, während das Nervensystem des Ventralthieres sich aus einer secundären, seitlichen Ausstülpung des ursprünglichen Medullarrohrs bilden soll. Trotz alledem führt Salensky die Entstehung der „Zwillingsembryonen" der *Diplosoma* auf eine „frontale Theilung" des Embryonalmaterials zurück und betont ausdrücklich, dass „keine frühzeitige Knospung des Ventralthieres am Dorsalthier" vorliege. Er weist daher auch die gebräuchliche Benennung der beiden Individuen als Blastozooid und Oozooid zurück, weil diesen Namen die Auffassung zugrunde liegt, dass nur das letztere aus dem Ei, das erstere aber aus dem Oozooid durch Knospung entstanden sei.

Es kann aber nicht übersehen werden, dass die von Salensky selbst gegebene Beschreibung von der Entwickelung der beiden ersten Individuen des *Diplosoma*-Stockes diese Auffassung kaum als gerechtfertigt erscheinen lässt, und es erhoben sich daher sofort Widersprüche gegen sie. Schon die eben erwähnten Thatsachen, dass nur ein Ruderschwanz vorkommt, der sich direct in das Dorsalthier fortsetzt, dass ferner das Nervensystem nur dieses letzteren durchaus dem der Larven der übrigen Ascidien gleicht und die provisorischen Sinnesorgane besitzt, die dem anderen Thier fehlen, dass endlich, nach Salensky, das Nervensystem des Ventralthieres nicht direct aus dem embryonalen Medullarrohr sich bildet oder abspaltet*), legen meines Erachtens zwingend den Schluss nahe: Die beiden ersten Individuen sind nicht Zwillingsembryonen, sondern verhalten sich zueinander wie Oozooid und Knospe. Träte wirklich eine frühzeitige Frontalspaltung des Embryos ein, so müssten die beiden Thiere in gleichem Sinne gerichtete Körperaxen besitzen: in Wirklichkeit aber verlaufen die Principalaxen senkrecht zueinander (Fig. 2, Taf. XXXII, Textfig. 205 *B*).

Auch die Darstellung, die Salensky von der Entwickelung des gesammten Darmcanals in den beiden Thieren giebt, scheint mir die Auffassung, dass es sich bei *Diplosoma* um die Bildung eines Zwillingsembryos handelt, nicht zu unterstützen. Bereits an einer anderen Stelle (p. 762 fg.) sind die ersten Entwickelungsstadien des Entoderms be-

*) Nach Pizon entsteht das Nervensystem des „Ventralthieres" erst spät, und zwar ohne jeden Zusammenhang mit dem Nervenapparat des Dorsalthieres, lediglich aus den dem Ventralthier eigenthümlichen Geweben. Ist das zutreffend, so erscheint Salensky's Auffassung der beiden ersten Thiere als Zwillingsembryonen noch unwahrscheinlicher, als sie es sonst schon ist.

schrieben worden, auf denen aber der Embryo, obwohl er in mancher Beziehung von dem allgemeinen Typus abweicht, seine spätere „Doppelnatur" noch nicht verrieth. Im Entoderm dieser jungen Embryonalstadien fanden wir zunächst die mediane, unpaare axiale Darmhöhle wohl entwickelt, und zwei symmetrisch gelagerte Seitenschläuche, einen rechts, den anderen links gelagert, die beide am Hinterende blind geschlossen sind. Dann theilte sich der rechte Seitenschlauch, der dem rechten Magenschlauch des *Didemnum* entspricht, in zwei Theile: in den vorderen Kiemenschlauch und den hinteren Magenschlauch, während der linke Seitenschlauch als Darmschlauch zunächst ungetheilt bleibt. Salensky vergleicht diesen Kiemenschlauch des *Diplosoma* dem rechten Kiemenschlauch (Epicardrohr) des *Didemnum*. Die ersten Anzeichen der Ausbildung zu einem Zwillingsembryo bestehen bei *Diplosoma* darin, dass der Kiemenschlauch, Magenschlauch und endlich auch der Darmschlauch in der Mitte sich einschnüren und jeder in ein dorsales und ventrales Stück sich theilen, die abwechselnd in das „Dorsalthier" und „Ventralthier" einbezogen werden.

Der Kiemenschlauch bildet zunächst ein cylindrisches, ventral blind endigendes Rohr, das am Dorsalende in die axiale Darmhöhle übergeht. Diese verwandelt sich ganz und gar in den Kiemendarm des „Dorsalthieres", und das müsste meines Erachtens als ein wichtiger Beweis dafür angesehen werden, dass das Dorsalthier dem ganzen Embryo und Oozooid entspricht und nicht nur dem halben. Während seiner Theilung erhält der Kiemenschlauch (Epicard) eine hantelförmige Gestalt. Das blasenförmig aufgetriebene ventrale Blindende stellt die Anlage des Kiemendarms des Ventralthieres dar; der dorsale Theil wird nicht etwa, wie Salensky zuerst angenommen hatte, zum Kiemendarm des Dorsalthieres, sondern bildet bloss einen später wieder verschwindenden Verbindungsgang zwischen den Kiemendarmhöhlen der beiden ersten Thiere. Ebenso theilen sich der Magenschlauch und der Darmschlauch jeder in ein dorsales und ventrales Stück. Aus den ventralen Theilen gehen der Magen und das Intestinalstück des Ventralthieres, aus den dorsalen die nämlichen Organe des Dorsalthieres hervor. Später verbinden sich dann die beiden ventralen und ebenso auch die beiden dorsalen Stücke zur Bildung der Darmschleifen der beiden Thiere. Dazu tritt noch eine hintere Ausstülpung aus jeder der beiden Kiemendarmanlagen. Diese Ausstülpungen legen sich sowohl im dorsalen, wie im ventralen Thier an den entsprechenden Magenschlauch an, verwachsen mit ihm und stellen den Oesophagus dar.

Sehr merkwürdig lauten auch Salensky's Angaben über die Entstehung der Peribranchialräume. Während bei *Didemnum*, wie bei allen anderen Ascidienembryonen, nur 1 Paar ektodermaler Einstülpungen (die sog. Cloakal- oder Peribranchialbläschen) auftreten, sollen sich bei *Diplosoma* 2 Paar ektodermale Peribranchialeinstülpungen anlegen. Zwei Einstülpungen treten dorsal auf und bilden die Peribranchialräume des Dorsalthiers (Oozooid), die beiden anderen liegen ventral und schnüren

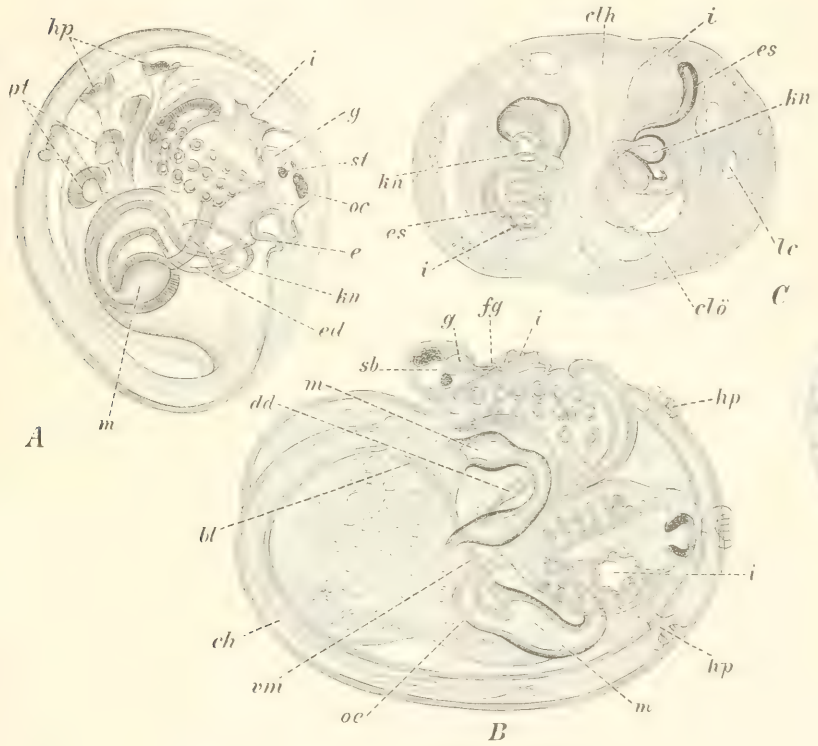
sich ab, um in das Ventralthier (Blastozooid) einbezogen zu werden*). Da Salensky für alle anderen Ascidienknospen eine entodermale Entstehung der Peribranchialwände annimmt, erscheint ihm die ektodermale Herkunft dieser Gebilde im Ventralthier mit ein Beweis dafür, dass dieses nicht als Blastozooid durch Knospung entsteht, sondern die ventrale Hälfte eines Zwillingsembryos ist. Auch noch in einer anderen Beziehung besteht nach Salensky ein Gegensatz zwischen der Bildungsweise des Ventralthieres und der ösophagealen Knospung der späteren Blastozooide. Bei dieser letzteren soll, was aber den Angaben der anderen Autoren zufolge nicht zutrifft (p. 1030), der Kiemendarm der Knospe aus einer Ausstülpung des mütterlichen Oesophagus entstehen, während das erste Blastozooid seinen Kiemendarm dadurch erhält, dass das Epicard des Oozooids (Kiemenschlauch) sich in die Thoracalknospe ausstülpt. Nach dem Ausschlüpfen entwickelt das Oozooid des *Diplosoma* eine zweite Knospe, und diese entsteht nach Salensky genau so wie die späteren Knospengenerationen, aber von der ersten Knospe verschieden. Salensky schliesst daraus, dass das erste Ventralthier daher kaum als Knospe des Dorsalthieres betrachtet werden könne, denn sonst müsste man annehmen, dass das dorsale Individuum (Oozooid) „zu verschiedenen Zeiten seines Lebens zweierlei Knospen triebe, die verschiedenen Typen angehörten". Ganz unnatürlich wäre meines Erachtens eine solche Annahme wohl nicht; sie muss aber gar nicht gemacht werden, da, wie oben (p. 1028 fg.) ausgeführt wurde, die späteren Blastozooidgenerationen in anderer Weise entstehen, als Salensky glaubte. Es bildet sich der Kiemendarm der Knospe nämlich nicht durch eine Ausstülpung des mütterlichen Oesophagus, sondern wie beim ersten Blastozooid (Ventralthier) vom mütterlichen Epicard (vorderen Kiemenschlauch) aus. Die neueren Untersuchungen von Caullery und auch Pizon kommen denn auch in übereinstimmender Weise zu dem oben angeführten Ergebniss, dass die beiden ersten Thiere, die den *Diplosoma*-Stock aufbauen, als Oozooid und ältestes Blastozooid zu deuten sind und nicht als eine Zwillingslarve. Die erste Knospenbildung am Oozooid stimmt in allen wesentlichen Vorgängen mit der pylorischen Knospung der späteren Blastozooide überein, und die Verschiedenheiten erklären sich daraus, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung des Oozooids sehr früh auf dem Embryonalstadium beginnt.

Salensky, der allerdings, wie wir oben sahen, die Unterschiede für so bedeutend hält, dass er die Bildung des ersten Blastozooids am Oozooid gar nicht als Knospung gelten lässt, sondern für eine embryonale Zweitheilung ansieht, führt die Besonderheit der Zwillingsbildung des *Diplosoma* auf einen ganz bestimmten Vorgang in der Embryonalentwickelung zurück. Der ganze Gegensatz zu *Didemnum*, bei dem das erste Blastozooid erst später, nach dem Ausschwärmen des Oozooids,

*) Pizon (1898) dagegen behauptet, dass die Peribranchialräume sowohl des Oozooids wie des ersten Blastozooids entodermal entstehen.

wie eine typisch pylorische Knospe sich bildet, liegt nach Salensky darin, dass bei *Diplosoma* die drei Seitenschläuche (der vordere Kiemenschlauch, der hintere Magenschlauch und der linke Darmschlauch) sich einschnüren und jeder in einen dorsalen und ventralen Theil sich sondern, „die als Anlagen der entsprechenden Abschnitte des Darmcanals des dorsalen und des ventralen Individuums dienen". „Bei *Didemnum*, welches monozoische Larven producirt, verwächst der Magen-

Fig. 205.



A = Embryo des *Didemnum niveum* mit erster Knospenanlage. $^{145}/_{1}$. *B* = Embryo des *Diplosoma Listeri* mit wohlausgebildetem Blastozooid (Ventralthier) unmittelbar vor dem Ausschlüpfen. *C* = Eine 2 Wochen alte Colonie von *Diplosoma*. (Nach Salensky.)
bl = Blindsack des Magenschlauchs; *ch* = Chorda; *clh* = gemeinsame Cloakenhöhle; *clö* = äussere Oeffnung dieser; *dd* = darmumspinnende Drüse; *e* = Egestionsöffnung; *ed* = Enddarm; *es* = Endostyl; *fg* = Flimmergrube; *g* = Ganglion; *hp* = saugnapfähnliche Haftpapillen; *i* = Ingestionsöffnung; *kn* = Knospe; *lc* = Lacunen im gemeinsamen Mantel; *m* = Magen oder Magensack; *oc* = Auge; *oe* = Oesophagus; *pt* = pelottenförmige Organe; *sb* = Sinnesblase; *st* = Statolith; *vm* = Verbindungscanal zwischen den Magenanlagen des Oozooids und ersten Blastozooids.

schlauch auch mit dem Darmschlauch, und wenn wir die entsprechenden Stadien mit denen von *Diplosoma* vergleichen, so sehen wir sofort, dass die Verwachsung der beiden Schläuche von *Didemnum* der der ventralen Abtheilungen der Schläuche von *Diplosoma* genau entspricht. Hätte sich

bei *Dipl.* keine vorherige Einschnürung der Magen- resp. Darmschläuche gebildet, so bestände eine vollständige Identität, und der Embryo von *Dipl.* wäre monozoisch, wie bei *Didemnum*." Wenn aber später diese „monozoische Larve" eine Knospe bildete, und zwar nach dem pylorischen Knospungstypus, so müssten dann erst die drei Theilstücke der Kiemenschläuche, die auf dem embryonalen Stadium auftreten und nach Salensky's Auffassung die Bildung des Zwillingsembryos bedingten, sich zeigen, um überhaupt ein Blastozooid entstehen lassen zu können. Allerdings müssten die drei Theilstücke bei typisch pylorischer Knospung in etwas veränderter Form als eine Ausstülpung des Epicards (für die Bildung des Kiemendarms) und zwei Ausstülpungen des Verdauungstractus (für die Bildung des Magens, Oesophagus und des Intestinalastes der Knospe) erscheinen, da inzwischen die Entwickelung des Oozooids weiter vorgeschritten, die Darmschleife fertig gebildet und das Epicard entwickelt ist.

Die Besonderheiten der Knospung des sog. Ventralthiers am Oozooid erklären sich also ungezwungen aus dem sehr frühzeitigen Beginn der Knospung auf einem jugendlichen Embryonalstadium. Caullery hat den Nachweis versucht, dass auch bei der ersten Blastozooidbildung, so wie bei den späteren typischen pylorischen Knospen, eine Abdominal- und Thoracalknospe, allerdings viel weniger scharf gesondert als sonst, sich anlegen, und Pizon und Perrier haben unter anderem besonders auf die Bildung des Nervensystems im sog. Ventralthier hingewiesen, um zu dem Schluss zu gelangen, dass nicht embryonale Theilung, sondern durch „Tachygenese" veränderte pylorische Knospung vorliegt. Mir scheint das auffallendste Moment dieses Knospungstypus zweifellos darin zu liegen, dass der gesammte Entodermschlauch eines jeden Knospenthiers aus drei ursprünglich ganz getrennten Stücken sich zusammensetzt. Der Kiemendarm und das Vorderende des Oesophagus entstehen vom Epicard aus, das hintere Oesophagusstück, der Magen und ein Theil des Intestinalastes vom Oesophagus des Mutterthieres aus, der Enddarm von dem Enddarm aus.

c. Die Stockbildung.

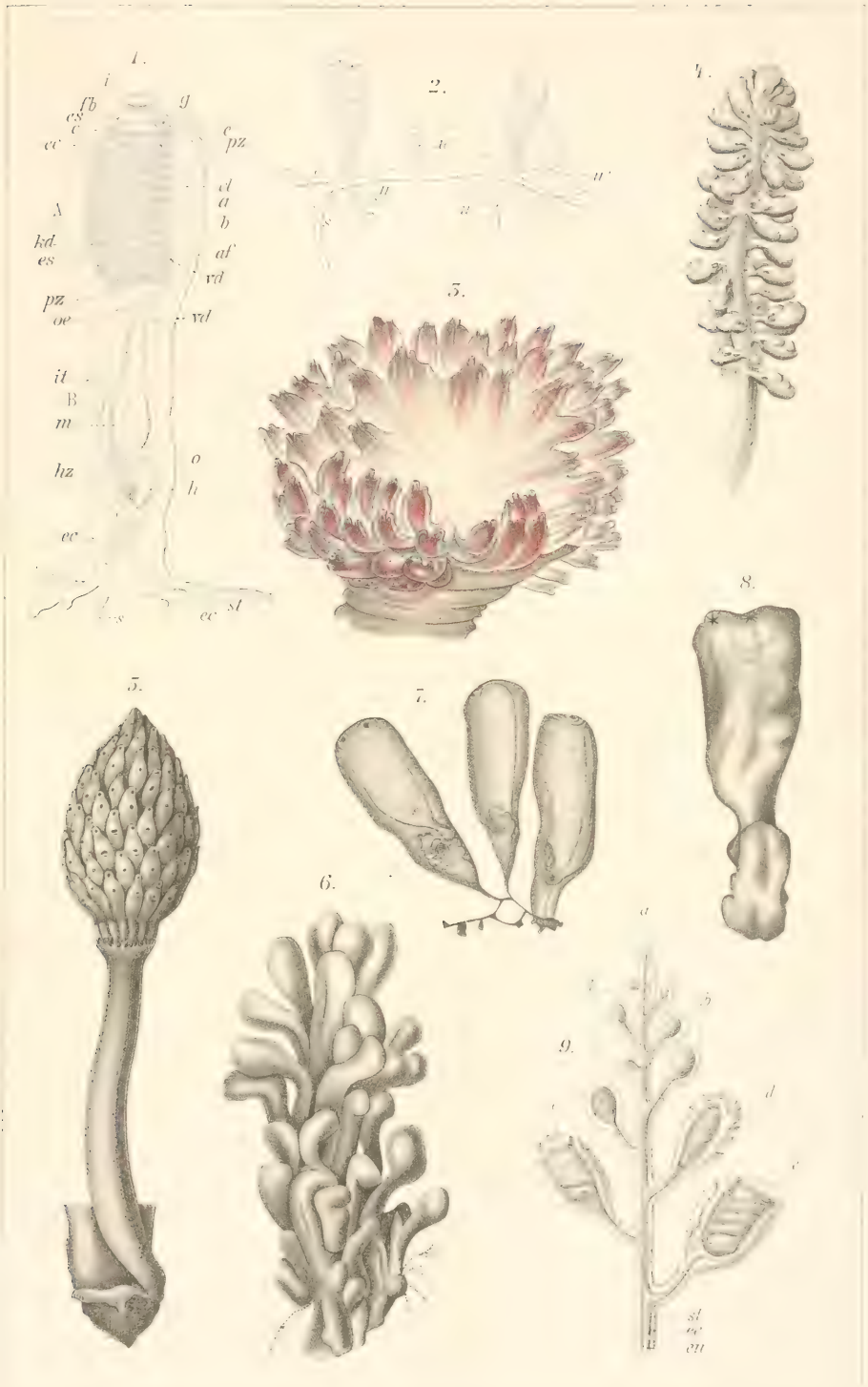
Dass die *Diplosoma*-Larve, deren Ruderschwanz nicht nur den Larvenkörper, sondern gleichzeitig auch das erste, fast ebenso umfangreiche Blastozooid fortzubewegen hat, nicht lange Zeit freischwimmend bleiben werde, liess sich von vornherein vermuthen. Salensky fand denn auch, dass sie sich bereits am Tage ihres Ausschlüpfens festheftet, und dass bereits $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde später, wie es scheint, bei den meisten *Didemnum*- und *Diplosoma*-Larven der Larvenschwanz in die Leibeshöhle des Rumpfes eingezogen ist. Ungefähr auf dem Stadium, auf dem an der *Didemnum*-Larve die erste Knospe auftritt, bildet sich bei *Diplosoma* bereits die zweite Knospengeneration, indem das „Ventralthier" ganz

Erklärung von Tafel XXXVII.

Ascidien.

Fig.

1. *Clavelina lepadiformis* O. F. Müll. (Nach Milne-Edwards.) Circ. $^2/_1$.
   A = Thorax; *B* = Abdomen; *s* = stoloähnliche Haftfortsätze; *vd* = Eileiter.
2. Stück aus einem *Clavelina*-Stock. (Nach Milne-Edwards.) Etwas verkleinert.
   s = stoloähnliche Fortsätze; *u*, *u*,, *u*,, = verschiedene Knospenstadien.
3. *Diazona violacea* Sav. (Nach Savigny.) Circ. $^1/_3$.
4. *Chondrostachys Macdonaldi* Macd. (Nach Macdonald.) Circ. $^1/_2$.
5. *Oaycorynia fascicularis* Dr. (Nach Drasche.) $^1{}_1$.
6. *Stereoclavella oblonga* Herd. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
7. *Ecteinascidia turbinata* Herd. Drei Individuen aus einem grossen, buschförmigen Stock. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
8. *Rhopalopsis fusca* Herd. von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
9. *Perophora Hutchisoni* Macd. (Nach Macdonald.) Schwach vergrössert.
   a = frei fortwachsendes Ende des Stolo prolifer;
   b, *c*, *d*, *e* = verschiedene Entwickelungsstadien von Knospen.


1.
i
fb
g
es
c
ec
c
pz
cl
a
b
A
kd
es
af
vd
pz
oe
vd
it
B
m
hz
o
h
ec
ec
st
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
a
b
d
c
st
ec
eu

Erklärung von Tafel XXXVIII.

Ascidien.

Fig.

1. *Colella Quoyi* Herd. (Nach Herdman.) $^{1}/_{1}$.
2. *Colella pulchra* Herd. (Nach Herdman.) $^{1}/_{1}$.
3. *Colella ramulosa* Herd. (Nach Herdman.) $^{1}/_{1}$.
4. *Distaplia Vallei* Herd. (Nach Herdman.) $^{1}/_{1}$.
5. *Symplegma viride* Herd. (Nach Herdman.) $^{1}/_{1}$.
6. *Sidnyum pallidum* Herd. (Nach Herdman.) $^{1}/_{1}$.
7. *Amaroucium proliferum* M. Edw. (Nach Milne Edwards.) $^{1}/_{1}$.
8. Ein System von *Amaroucium proliferum.* (Nach Milne Edwards.) Schwach vergrössert.
9. Ein Zooid von *Morchellium argus* M. Edw. (Nach Milne Edwards.) Schwach vergrössert.

   A = Thorax; *B* = Abdomen; *C* = Postabdomen;
   az = Analzunge; *o* = Ovarium, Eier und Embryonen; *vd* = Samenleiter.
10. Oozooid von *Amaroucium proliferum,* ungefähr $3\,^{1}/_{2}$ Wochen nach der Festheftung. Didemniden-ähnliches Stadium. (Nach Milne-Edwards.) Circ. $^{24}/_{1}$.

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
i
g
az
cc
e
cs
kd
o
A
cl
cs
af
vd
mz
o
oe
vd
B
il
m
mz
mz
o
o
c
h
hz
pc
i
g
e
cl
cs
af
kd
c
l
oe
il
m
hz

nach dem pylorischen Typus sich ungeschlechtlich vermehrt. Gleichzeitig entsteht aber auch am „Dorsalthier" eine zweite Knospe, und diese bildet sich, da das Thier in der Entwickelung bereits weiter fortgeschritten ist, etwas anders als die erste Knospe, aber genau so wie alle späteren pylorischen, nämlich durch das Zusammentreten einer thoracalen und abdominalen Knospe. Salensky hatte allerdings gemeint, dass diese beiden neuen Knospen, je eine am Oozooid und ersten Blastozooid, das Entoderm lediglich durch eine Ausstülpung des elterlichen Oesophagus erhielten, in übereinstimmender Weise haben jedoch die späteren Untersuchungen (Pizon, Caullery) gezeigt, dass es sich nicht um ösophageale, sondern um epicardiale Ausstülpungen handelt. Zutreffend aber erwies sich im Gegensatz zu Pizon die Angabe Salensky's, dass nicht nur ein Thier, sondern die beiden ersten Individuen gleichzeitig in die ungeschlechtliche Fortpflanzung eintreten. So findet sich wenige Tage nach der Festsetzung die junge *Diplosoma*-Colonie zusammengesetzt aus zwei wohlausgebildeten Individuen, deren jedes eine bereits in der Entwickelung vorgeschrittene Knospe trägt. Im Gegensatz zu vielen anderen Synascidien (vergl. oben, p. 1004 fg. für Botrylliden) besteht also, wie Salensky richtig erkannt hatte, das Oozooid lange Zeit im Stock als das älteste Thier. (Vgl. die Nachschrift p. 1042.)

Schon die freischwimmende Larve des *Didemnum* und *Diplosoma* besitzt einen recht ansehnlichen äusseren Cellulosemantel, der gleichmässig das Oozooid und die Knospen umhüllt. Wenn nach der Festsetzung die Zahl der Blastozooide zunimmt, wächst in gleichem Masse die Mantelschicht. Bei *Didemnum* wächst sie als eine ziemlich feste und solide Masse, so dass polster- oder knollenförmige Stöcke entstehen, bei *Leptoclinum* und *Diplosoma* breitet sie sich krustenförmig aus, denn die Einzelthiere liegen in einer dünnen Schicht nebeneinander. Die bereits früher (p. 184) hervorgehobene Eigenthümlichkeit, dass die gemeinsame Cellulosemantelsubstanz des *Diplosoma*-Stockes von sehr umfangreichen Höhlungen durchsetzt wird, zeigt sich sehr früh, bereits in ganz jungen Stöcken. Die centrale, gemeinsame Cloakenhöhle sah Salensky als einen grossen Lückenraum inmitten der Mantelsubstanz sich bilden, wenn erst zwei Individuen (das Oozooid und erste Blastozooid) mit je einer Knospenanlage vorhanden sind (Textfig. 205 *C*). Durch eine ziemlich umfangreiche Oeffnung an der freien Seite der kuchenförmigen Colonie steht später die Cloakenhöhle mit der Aussenwelt in Verbindung. Neben der centralen grossen Höhle treten auch noch an vielen anderen Stellen grössere und kleinere Lückenräume in der Cellulosehülle auf. Manche der ursprünglich isolirt liegenden Höhlen verbinden sich zu einer grossen Lacune, und auf diese Weise ist auch der grosse gemeinsame Cloakenraum entstanden. Je mehr während des Wachsthums des Stockes die Lacunen an Umfang zunehmen, desto deutlicher tritt auch die Sonderung der Mantelsubstanz des Cormus in eine

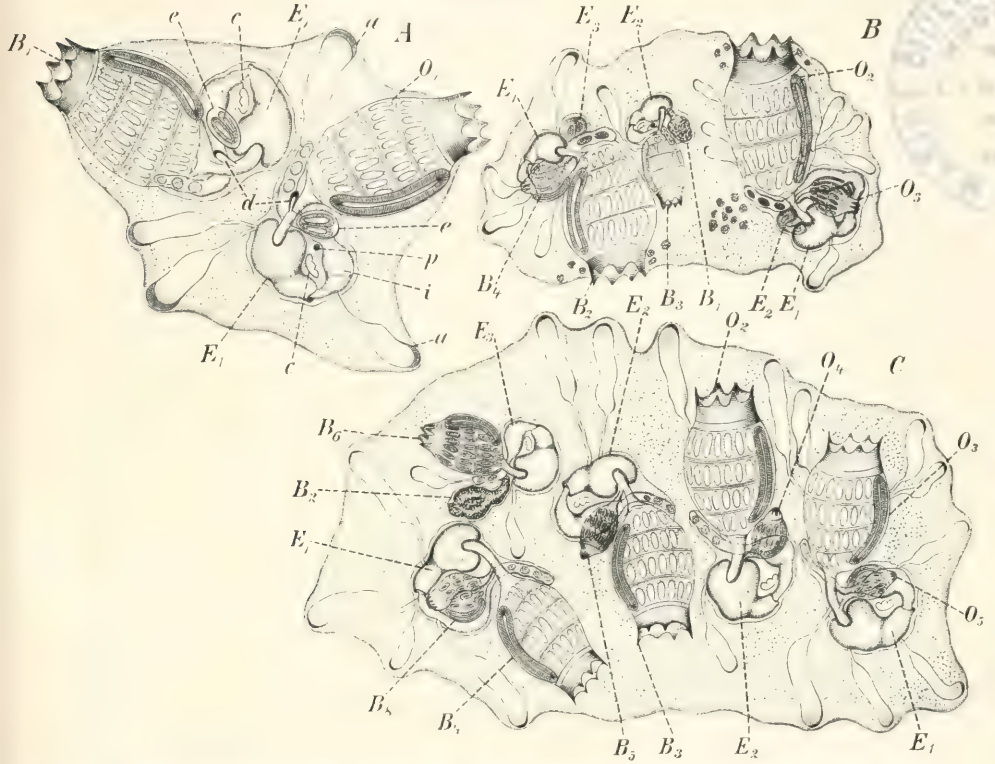
basale und eine oberflächliche, äussere Lamelle hervor, die durch zahlreiche Brücken miteinander verbunden sind. Die einzelnen Individuen liegen stets in solchen Verbindungsstücken und sind daher allseitig von einer Cellulosemantelschicht umschlossen. Wenn später die Colonie eine bedeutendere Grösse erreicht hat und die Zeit der Geschlechtsreife eingetreten ist, liegen auch die in Entwickelung begriffenen Embryonen in dem Cellulosemantelgerüstwerk eingeschlossen. Es ist oben (p. 975) bereits erwähnt worden, dass die Larven sich nicht immer aus diesem befreien, sondern, wie bereits Gegenbaur (1862) wusste, innerhalb des Mutterstockes zu kleinen Stöcken auswachsen, die zur Vergrösserung des Hauptcormus beitragen und mit ihm sich vereinigen.

Nachschrift. Nach vollendetem Drucke des die Knospung behandelnden Capitels erschien eine bemerkenswerthe Untersuchung von Pizon (1905) über die Stockbildung bei Diplosomiden (*Diplosoma gelatinosum*), auf die ich hier noch nachträglich zurückkommen muss. Diesen Untersuchungen zufolge verläuft der Vorgang bei der Stockgründung etwas anders, als man bisher angenommen hat. Pizon hat das Freiwerden einer Larve (9. August), die Festheftung (11. August) und die Veränderungen im jungen Stock bis zu Anfang September continuirlich verfolgt und nur einen Theil des ersten Oozooids längere Zeit persistiren sehen, während der andere sich frühzeitig rückbildete. Wie schon die älteren Autoren wussten, trägt bereits der Embryo eine wohlentwickelte Knospe (B_1), die sich, ebenso wie alle späteren, nach dem pylorischen Knospungstypus bildet, d. h. durch Vereinigung der thoracalen und abdominalen Knospe entsteht. Nur führt Pizon neue Namen ein: Die Bildung der thoracalen Knospe bezeichnet er als „bourgeonnement épicardo-rectal", die der abdominalen als „bourgeonnement épicardo-oesophagien". Beide Knospen entstehen nicht immer gleichzeitig nebeneinander, sondern gelegentlich ganz unabhängig voneinander. So fand z. B. Pizon in einem Falle bei einem jungen, aus zwei Individuen bestehenden Stöckchen nur „epicardo-rectale" Knospung, die stets von der Rückbildung des alten Thorax begleitet war, während die beiden alten ursprünglichen Abdomen unverändert bestehen blieben. Die Ausbildung immer nur einer Halbknospe (der thoracalen) führte also hier zu einer abwechselnden Degeneration und Regeneration der Thoracalabschnitte beider Thiere.

Die oben erwähnte Larve ist drei Tage nach der Festsetzung (14. August) zu einem flachen Stöckchen geworden, in welchem das Oozooid durch vier ampullenförmige Mantelgefässe und einen durch Rückbildung der larvalen Sinnesblase entstandenen Pigmentfleck kenntlich ist (Textfig. 206 *A*). Blastozooid (B_1) und Oozooid (O_1) besitzen sehr bald die Anlagen zu Tochterknospen, zunächst aber nur zu Thoracalknospen (B_2 und O_2).

Das Oozooid O_1 wird dadurch, dass seine Thoracalknospe O_2 sich zu einem vollkommenen Thorax (Kiemendarm, Oesophagus und Rectum) ausbildet, während die alten Eingeweide im Abdominalabschnitt unverändert bestehen bleiben, zu einem bithoracalen Individuum, Ascidiozooide bithoracique, (19. August). Dieses verwandelt sich in ein monothoracales

Fig. 206.



A = Junges Stöckchen eines *Diplosoma gelatinosum*; aus einer am 9. August geborenen Larve entstanden, gezeichnet am 14. August. *B* = Dieselbe Colonie, gezeichnet am 24. August. *C* = Dieselbe Colonie am 29. August. (Nach Pizon.)

B_1, B_2, B_3, B_4, B_5, B_6, B_7, B_8 = Die aufeinanderfolgenden Generationen der Thoracalknospen, die am ersten Blastozooid auftreten; O_1, O_2, O_3, O_4, O_5 = Thorax und Thoracalknospengenerationen des Oozooids; E_1, E_2 = die aufeinanderfolgenden Abdominalknospengenerationen, resp. deren Magenabschnitte; a = Mantelgefässampullen, c = Herz; d = ösophageale Knospenausstülpung; e = Epicard, resp. Knospenanlage an diesem; i = Intestinalschleife; p = Pigmentfleck, aus dem larvalen Sinnesorgan stammend.

Ascidiozooid, indem der gesammte ursprüngliche Thorax des ersten Oozooids sich völlig rückbildet (22. August). So setzt sich also das Individuum aus zwei verschieden alten Theilen zusammen: aus dem ursprünglichen Abdomen des ersten Oozooids (E_1) und dem Thorax der zweiten Knospe (O_2). Der Vorgang lässt sich auch so auffassen, dass das erste Oozooid seinen ursprünglichen Thorax eingebüsst und wieder regenerirt hat.

An diesem monothoracalen Individuum ($O_2 E_1$) entstehen gleichzeitig eine Thoracalknospe O_3 und eine Abdominalknospe, die die Darmschleife E_2 enthält (Textfig. 206 *B*). Weiterhin verbinden sich aber O_3 mit der alten Darmschleife E_1 und der Thorax O_2 mit der jungen Abdominalknospe E_2, und in diesem Sinne erfolgt auch weiterhin die Sonderung in zwei getrennte Individuen $O_3 E_1$ und $O_2 E_2$ (27. August). Im letztgenannten Ascidiozooid entwickelt sich frühzeitig eine neue Thoracalknospe O_4, im ersteren die Knospe O_5 (Textfig. 206 *C*). Während O_4 allmählich die volle Grösse erlangt, erfolgt die vollständige Rückbildung von O_2 und dessen Ergänzung durch O_4. Es hat also eine Regeneration des zum Abdomen E_2 gehörenden Thorax stattgefunden (31. August). Dieser Regenerationsprocess wiederholt sich, denn am 2. September hat sich neben O_4 bereits ein neuer Thorax O_6 ausgebildet, der mit dem unveränderten Abdomen E_2 verbunden ist. Im Ascidiozooid $O_3 E_1$ vollziehen sich während dieser Zeit bedeutendere Veränderungen, denn es entstehen zunächst eine Thoracalknospe O_5 (Textfig. 206 *C*) und bald darauf eine Abdominalknospe E_3. Diese beiden verbinden sich aber nicht zu einem neuen Ascidiozooid, sondern der neue Thorax O_5 verwächst wahrscheinlich mit dem ursprünglichen Abdomen E_1 des ersten Oozooids, während das neue Abdomen E_3 vermuthlich sich dem Thorax O_3 anschliesst. In beiden Thieren machen sich bereits (2. September) Regenerationserscheinungen am Thorax O_3 und O_5 bemerklich.

Ziemlich ähnliche Vorgänge wie am Oozooid vollziehen sich auch am ersten Blastozooid (B_1) des Stockes. Dieses bildet (18. August) gleichzeitig eine Thoracal- (B_2) und eine Abdominalknospe (E_2). Der Thorax B_1 verbindet sich mit dem Abdomen E_2, Thorax B_2 mit der alten Darmschleife E_1, und so entstehen (21. August) zwei gesonderte Individuen, $B_1 E_2$ und $B_2 E_1$. Der Thorax B_1 wird rückgebildet und durch die neu auftretende Thoracalknospe B_3 ersetzt, während das benachbarte Thier $B_2 E_1$ sowohl eine Thoracalknospe B_4, als auch eine Abdominalknospe E_3 zur Entwickelung bringt (Textfig. 206 *B*). Die neue Abdominalknospe E_3 verbindet sich mit dem alten Thorax B_2, der neue Thorax B_4 mit dem alten Abdomen E_1, so dass zwei gesonderte Ascidiozooide $B_2 E_3$ und $B_4 E_1$ geschaffen sind (27. August). Die beiden Blastozooide B_2 und B_3 werden später durch neue Thoracalknospen B_6 und B_5 ersetzt (Textfigur 206 *C*), während das dritte Blastozooid $B_4 E_1$ zunächst eine neue Thoracalknospe (B_8) und später auch Abdominalknospe (E_4) treibt (2. September).

Nicht in allen Fällen verläuft aber die Bildung des Stockes des *Diplosoma* in übereinstimmender Weise, sondern es treten gelegentlich sehr erhebliche individuelle Verschiedenheiten auf.

Bemerkenswerth ist auch, dass genau so wie bei *Botryllus* und *Botrylloides* auch bei *Diplosoma* Verwachsungen von zwei in der nächsten Nähe festgehefteten Larven zu einem einheitlichen Stock vorkommen (concrescence des larves; vergl. p. 973 fg.).

5. Embryonalentwickelung und Knospung.

Die in den vorhergehenden Abschnitten mitgetheilten Thatsachen haben uns gelehrt, dass die Knospungsvorgänge bei den Ascidien in einer ganz anderen Weise ablaufen, als die Embryonalentwickelung. Auf den ersten Blick ergeben sich sehr bedeutungsvolle Verschiedenheiten, die beweisen, dass die ungeschlechtliche Entwickelung einen viel kürzeren, directeren Weg einschlägt, so dass gerade die Stadien fehlen, auf welche die Wirbelthierverwandtschaft der Tunicaten begründet wurde.

Die Knospung setzt bei allen Ascidien mit einem dreischichtigen Stadium ein. Das äussere und innere epitheliale Blatt zeigen die Lagebeziehungen, die in der Embryonalentwickelung die beiden primären Keimblätter darbieten, und in der That lassen sie sich auch in den meisten Fällen, allerdings nicht in allen, von diesen direct ableiten. Die mittlere Schicht verhält sich wie das Mesenchym der Embryonen und stammt auch von diesem her. Da also das früheste Stadium einer Knospe bereits eine ziemlich hohe Organisation aufweist, fehlen im Verlaufe der Knospenentwickelung alle die ersten Vorgänge, die sich am befruchteten Ei vollziehen: es fehlt ein der Furchung zu vergleichender Vorgang, und ebenso unterbleibt der Gastrulationsprocess und die Differenzirung in die drei Keimblätter.

Dieses Fehlen der frühesten, die Embryonalentwickelung beherrschenden Vorgänge bedingt es, dass in der Knospung solche Entwickelungserscheinungen an den Anfang rücken, die in Wirklichkeit erst phylogenetisch spät aufgetretenen Bildungen entsprechen und daher auch im Embryo erst viel später sich zeigen als in den Knospen. Dass dieses wichtige Verhalten nicht immer beachtet wurde, hat zu einer ganz irrthümlichen Auffassung von gewissen Knospungsvorgängen und zu einer falschen Deutung bestimmter Organe der Ascidie führen können. Lehrreich ist in dieser Beziehung die Beurtheilung, die die Peribranchialräume der Ascidien erfahren haben. Diese Gebilde entstehen in den Knospen sehr früh als paarige, seitliche Divertikel des inneren Blattes und zeigen auf diesen ersten Stadien eine unverkennbare äussere Aehnlichkeit mit echten embryonalen Cölomdivertikeln. In der That sind denn auch auf Grund der Knospungsvorgänge die Peribranchialräume mit einer enterocölen Leibeshöhle homologisirt worden. Schon Metschnikoff (1868) hatte die Bildungsweise des den Kiemendarm umgebenden Perithoracalraums und der Cloake mit der des Hydrocöls und Cöloms der Echinodermen verglichen, und Della Valle nannte das Organ kurzweg „sacco peritoneale", um die Uebereinstimmung mit dem Cölom und Mesoblast darzuthun. Oka (1892) kam zu demselben Ergebniss: „Fasst man die ganze Geschichte der Knospenentwickelung zusammen, so wird man meines Erachtens ohne weiteres zu der Annahme der mesodermalen Natur des Peribranchialsackes geführt. Die Art und Weise, in welcher die beiden seitlichen Anlagen dieses Organs aus Aus-

stülpungen des Darmsackes hervorgehen, erinnert uns an die Bildung des Cöloms bei Amphioxus, welche in allen wesentlichen Punkten mit der ersteren übereinstimmt."

Die Homologisirung der Peribranchialräume mit einer enterocölen Leibeshöhle besteht aber nicht zu Recht; denn aus der Embryonalentwickelung der Ascidien lässt sich unschwer der Beweis erbringen, dass die Peribranchialräume als eine phylogenetisch junge Bildung erst spät im Embryo entstehen. Auf einem sehr frühen Stadium dagegen bilden sich zwei seitliche Mesoblaststreifen, die allerdings niemals eine enterocöle Leibeshöhle umschliessen, sondern ganz in der primären liegen. Ein Homologon dieser Mesoblastbildung giebt es in der Knospung überhaupt nicht, da das mittlere Blatt gleich in der Form, in der es im ausgebildeten Ascidienleib vorkommt, nämlich als Mesenchym, in die Knospenanlage übergeht. Durch den Ausfall all dieser Entwickelungsvorgänge in den Knospen rückt die späte Peribranchialbildung an den Anfang der Umbildung. Daraus folgt, dass die Knospungsvorgänge nicht gestatten, ohne weiteres auf phylogenetische Vorgänge zu schliessen; vielmehr erscheint es geboten, zuvor die entsprechenden Processe in der Embryonalentwickelung vergleichend zu prüfen. Der gleiche Schluss wird sich auch aus den folgenden Erörterungen ergeben.

Nicht nur durch den Fortfall dieser ersten die Embryonalentwickelung bestimmenden Processe erscheint die Knospung verkürzt, sondern auch dadurch, dass ein geschwänztes Larvenstadium nicht zur Ausbildung gelangt, und daher verwandelt sich die dreiblätterige Knospenanlage direct in eine junge festsitzende Ascidie. Es fehlen demnach den Knospen alle die provisorischen Larvenorgane, deren morphologische Bedeutung zum Theil ganz besonders hoch bewerthet wird. Es fehlt der gesammte Ruderschwanz, und daraus folgt, dass die Knospenanlage, auch wenn sie sich früh vom Mutterthier abtrennt, niemals weitere Wanderungen ausführen kann, sondern auf Bewegungen innerhalb der gemeinsamen Cellulosemantelsubstanz des Stockes beschränkt ist und in der nächsten Nähe ihres Ursprungsortes die Entwickelung vollenden muss. Während die Embryonen und Larven infolge ihrer Beweglichkeit zur Ausbreitung der Art und Gründung neuer Stöcke führen, tragen die Knospen in erster Linie zur Vergrösserung und zum Wachsthum der Cormen bei, und nur ausnahmsweise spalten sie sich vom Mutterstock ab und gründen in dessen unmittelbarer Nachbarschaft einen neuen Cormus.

Mit dem Ruderschwanz fehlt natürlich den Knospen auch die Chorda und der dorsale Schwanznervenstrang. Bemerkenswerth ist es, dass ein Homologon für den larvalen Schwanzabschnitt bei den Ascidienknospen bisher mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden konnte, während bei den Salpen der Eläoblast dem rückgebildeten Ruderorgan der Vorfahrenform gleichwerthig zu sein scheint. So wie das Ruderorgan fehlen den Knospen auch die Sinnesblase und die Sinnesorgane, Auge und Stato-

lith. Es tritt also im Laufe der Knospenentwickelung keines von den provisorischen Organen mehr auf, die die Ascidienlarve auszeichnen, und die zum Theil zweifellos auf alte phylogenetische Bildung zurückzubeziehen sind. So wie das Unterbleiben der Keimblätterbildung, beweist auch der Ausfall eines der freischwimmenden Larve entsprechenden Knospenstadiums, dass die Knospenentwickelung so stark verkürzt und cänogenetisch verändert ist, dass sie nur in sehr beschränktem Sinne einen Rückschluss auf die Phylogenie der Ascidien gestattet.

Andererseits scheinen mir aber das Fehlen aller provisorischen Larvenorgane und die Thatsache, dass selbst ein so stark reducirtes Aequivalent des Larvenschwanzes, wie es der Eläoblast der Salpen darstellt, den Ascidienknospen nicht mehr zukommt, darauf hinzudeuten, dass die ungeschlechtliche Vermehrung phylogenetisch erst spät im Ascidienstamm aufgetreten ist, nachdem die freischwimmende Lebensweise der appendicularienähnlichen Vorfahrenformen längst aufgegeben und die festsitzenden, den typischen Ascidienbau zeigenden Stammformen erreicht worden waren. Zumeist treten denn auch in der ontogenetischen Entwickelung die Knospen erst nach Festsetzung der Larve an der zunächst noch solitären Ascidie auf, und wenn in so manchen Fällen bereits die Embryonen knospen, wird dies als eine cänogenetische Erscheinung, als eine Rückwärtsverschiebung des Processes auf ein früheres Stadium zurück, anzusehen sein (p. 1034). Auch die Betrachtung der Appendicularien unterstützt diesen Schluss, denn in dieser Tunicatengruppe, die ich nach wie vor als eine phylogenetisch alte und ursprüngliche betrachte (p. 914 fg.), fehlt jede Andeutung von Knospenbildung.

Wenn auch bei allen Ascidien die erste Knospenanlage dreiblätterig ist, so scheint doch aus den oben wiedergegebenen Thatsachen über die verschiedenen Bildungsweisen der Anlage hervorzugehen, und die nachfolgenden Erörterungen werden es als noch wahrscheinlicher erscheinen lassen, dass die Knospung nicht nur einmal, sondern mehrmals in den verschiedenen Ascidiengruppen selbstständig und unabhängig aufgetreten ist, überall aber erst spät an bereits festsitzenden Ascidienformen. Auf einen polyphyletischen Ursprung der Ascidienknospung weisen auch die späteren Entwickelungsvorgänge in den Knospen, die Bildung der Organe, hin. Wie aber das erste phylogenetische Auftreten der dreiblätterigen, ausschliesslich zum Zwecke der Fortpflanzung hervorwachsenden Knospenanlage zu verstehen und zu erklären sei, ist bis jetzt in befriedigender Weise nicht beantwortet worden, und es lässt sich eine klare Vorstellung nicht gewinnen, wie in die Entwickelung einer rein hypogenetisch sich fortpflanzenden Ascidie eine typische Knospung sich einschieben konnte. An Erklärungsversuchen fehlt es zwar nicht, und namentlich in der Richtung bewegen sie sich, dass zu zeigen versucht wird, es hätte sich die Tunicatenknospung ganz allmählich und schrittweise aus einfachen Anfängen heraus entwickelt. Die einen lassen die dreiblätterige Knospenanlage aus den Mantelgefässanhängen entstehen, aber es bleibt dann

unerklärt, wie ein solcher erweiterter ampullenförmiger Gefässanhang allmählich in eine Ascidie sich verwandeln konnte, wie es doch die Knospen alle thun. Die andern führen die Knospung auf Regeneration verloren gegangener Körpertheile zurück. Diese Erklärung kann aber um so weniger befriedigen, da bei der typischen Tunicatenknospung das Mutterthier überhaupt keinen zu seinem eigenen Leben nothwendigen Körpertheil verliert, sondern in den meisten Fällen ein besonderes, das Knospenentoderm producirendes Organ erst heranwächst. Das Mutterthier hat also gar nichts zu regeneriren, und es kann daher die reine Knospung der Ascidien gar nicht aus der Regeneration sich direct herausgebildet haben, sondern höchstens auf dem Umwege der Theilung.

Auch die Erklärung Balfour's und Uljanin's, dass das Knospungsmaterial frühzeitig durch unvollständige Theilung aus der Embryonalentwickelung ausgeschieden worden sei, steht mit den thatsächlichen Vorgängen nicht recht in Uebereinstimmung. Niemals ist eine solche Abspaltung und Reservirung von embryonalem Keimmaterial für spätere Knospungszwecke beobachtet worden; im Gegentheil, der für die Knospung wichtige Entodermfortsatz oder das Epicard bildet sich vom Kiemendarm aus erst verhältnissmässig spät im Embryo, und bei den Botrylliden und Polystyeliden entsteht das Knospenentoderm sogar von der spät entwickelten ektodermalen Peribranchialwand aus. Wäre die dreiblätterige Knospenanlage lediglich durch ungleichmässige Theilung und Abspaltung eines Stückes des Embryonalmaterials entstanden, so müsste man erwarten, dass die Organe in den Knospen in genau der gleichen Weise sich entwickeln wie im Embryo und in der Larve. In Wirklichkeit ist das aber nicht der Fall, sondern die Organogenie vollzieht sich da und dort in einer ganz verschiedenen Weise. Ganz anders aber verhalten sich die Pyrosomen, denn bei diesen schiebt sich auf einem bestimmten Stadium thatsächlich eine Theilung des embryonalen Materials in den normalen Entwickelungsgang ein.

Nachdem die Versuche missglückt waren, die Ascidienknospung und die ungeschlechtliche Vermehrung der Tunicaten überhaupt dadurch zu erklären, dass entweder ein bestimmtes Tunicatenorgan allmählich die Fähigkeit erlangt hätte, sich in ein neues Thier zu verwandeln, oder dass frühzeitig embryonales Keimmaterial sich abgespalten hätte, um erst auf einem späteren Stadium in Thätigkeit zu treten, blieb nur die Annahme übrig, dass die Knospung spontan, als sprungweise aufgetretene Neubildung am ausgebildeten Ascidienorganismus erschienen sei. Schon bei früheren Gelegenheiten (1882, 1896) hatte ich diesen Gedanken ausgeführt, und auch in diesem Buch habe ich weiter oben (p. 1044) zu begründen versucht, dass die Knospung auf einem späten phylogenetischen Stadium nach Rückbildung des ruderschwanzähnlichen Organs entstanden ist. Vielleicht war es gerade die Rückbildung des Schwanzabschnittes, dessen Zellenmaterial in der ontogenetischen Entwickelung überall weiterhin als Nährmaterial verwerthet wird, die das Auftreten der Knospen

begünstigte, während der Vorderkörper zur ascidienähnlichen Stammform sich umbildete. Als ein wichtiger, die Knospenbildung begünstigender Factor tritt hinzu, dass die Vorfahrenform bei der Rückbildung des Ruderschwanzes ihre freischwimmende Lebensweise aufgeben und sich festheften musste. Nach der Festsetzung der Stammformen schlug die phylogenetische Entwickelung verschiedene Wege ein. Auf der einen Seite wurde alles Material zur Vervollkommnung des eigenen Organismus verwendet, der gewöhnlich eine bedeutende Grösse und einen complicirteren Bau erreicht: es sind das die grossen solitären Ascidien. Auf der anderen Seite bleibt das individuelle Grössenmass zumeist ein beschränktes und der Bau ein einfacherer, dafür aber entwickeln sich Knospen: das sind die stockbildenden Ascidien.

Ich hatte früher (1882, 1885) die Auffassung vertreten, dass alle stockbildenden Ascidien gegenüber den einfachen eine besondere einheitliche Gruppe bilden und von einer gemeinsamen Vorfahrenform abstammen, die die Fähigkeit der Knospenbildung erlangt hätte. Ich nahm daher einen monophyletischen Ursprung der Knospung an, weil ich von der nunmehr als irrthümlich erkannten Voraussetzung ausging, dass bei allen Ascidien die dreiblätterige Knospenanlage in einer völlig übereinstimmenden Weise ihren Ursprung nähme. „Die Art nun, wie durch die Faltenbildungen und Ausstülpungen des inneren Blattes vornehmlich die ausgebildete Form zustande kommt, ist überall eine so ausserordentlich ähnliche, zum Theil vollständig gleiche, dass daraus schon ohne weiteres auf eine gemeinsame Herkunft der Ascidienknospung wird geschlossen werden können. Und gerade das eine, mit der Homologie der Keimblätter so schwer vereinbare Moment, dass, im Gegensatze zur Embryonalentwickelung, bei der Knospenentwickelung überall der Peribranchialraum aus entodermalen Ausstülpungen entsteht, spricht deutlich dafür“ (1885, p. 73). Die in diesem ganzen XV. Capitel mitgetheilten Thatsachen der Knospenbildung haben uns aber bewiesen, dass die dreiblätterige Knospenanlage bei den zu verschiedenen Gruppen gehörenden Ascidien in verschiedener Weise entsteht. Wir haben vier verschiedene Knospungstypen unterschieden, und es könnte sehr wohl der Fall sein, dass jeder Typus völlig selbstständig und unabhängig von dem anderen phylogenetisch entstanden ist, so dass in vier Ascidiengruppen, also viermal, die ungeschlechtliche Fortpflanzung aufgetreten wäre. Doch möchte ich in eine speciellere Behandlung der Frage nach dem polyphyletischen Ursprung der Ascidienknospung hier nicht eingehen; es bieten sich auch andere Möglichkeiten, eine grössere oder geringere Zahl selbstständiger Wurzeln anzunehmen. Nur auf einen bestimmten Gegensatz in der Entstehung der Knospenblätter sei hier nochmals nachdrücklich hingewiesen, weil er lehrt, dass ein monophyletischer Ursprung der Knospung bei allen Ascidien mindestens im allerhöchsten Masse unwahrscheinlich, um nicht zu sagen undenkbar ist. Ich meine die Herkunft des inneren Blattes der dreischichtigen Knospenanlage.

Während das Aussenblatt der Knospenanlage in allen Fällen vom ektodermalen Hautepithel, die mittlere Schicht vom Mesenchym des Mutterthieres aus sich bilden, entsteht das innere Knospenblatt in verschiedener Weise, bald ektodermal, bald entodermal. Nicht aufgeklärt fanden wir die Herkunft des Knospenentoderms in der stolonialen Knospung, da der Zusammenhang der inneren Scheidewand der Stolonen mit einem bestimmten Gewebe oder Organ des Oozooids bisher nicht sicher nachgewiesen werden konnte (p. 981 fg.); am wahrscheinlichsten aber ist es, dass es sich um einen entodermalen Ursprung handeln dürfte. Eine solche Entstehung steht ausser Frage bei den sehr zahlreichen Synascidien, die nach dem epicardialen Typus (p. 1013 fg.) die Knospen bilden, und dann ist es das Epicard, aus dem sich das gesammte innere Blatt der Blastozooide als eine einheitliche Bildung entwickelt. Auch die pylorischen Knospen der Didemnidae und Diplosomidae empfangen ihr Entoderm ganz und gar aus entodermalen Organen des Mutterthieres, aber es bildet sich bei ihnen kein einheitliches Knospenentoderm, sondern es entstehen mehrere, anfangs ganz gesonderte, später erst sich vereinigende Ausstülpungen von verschiedenen entodermalen Organen aus. So kommt es (p. 1028 fg.), dass der Darm der Blastozooide aus drei getrennten Anlagen sich zusammensetzt, die den Kiemendarm, die Darmschleife und das Rectum bilden.

Es muss sehr zweifelhaft erscheinen, ob wir berechtigt sind, diese drei Modi der Bildung des inneren Blattes der Knospen aus dem Entoderm des Mutterthieres auf ein und denselben ursprünglichen Typus zurückzuführen, oder ob jede Knospungsweise ein selbstständiges und unabhängiges phylogenetisches Auftreten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung in drei verschiedenen Gruppen bedeutet. Zur Annahme einer selbstständigen Entstehung wird man sich aber meines Erachtens wohl verstehen müssen, wenn es sich um die palleale Knospung der Botrylliden und Polystyeliden handelt, bei denen das Knospenentoderm aus einer Ausstülpung der ektodermalen Peribranchialwand entsteht. Ich habe schon oben (p. 1042) ausgeführt, dass die Peribranchialwandungen verhältnissmässig junge, erst im Tunicatenstamm aufgetretene Bildungen sind, deren ursprüngliche Bedeutung sicher nicht die eines Knospen producirenden Organs sein konnte. Auf welchem Wege sie diese Fähigkeit erlangt haben, vermag ich auch nicht einmal anzudeuten, ebensowenig wie ich es wahrscheinlich zu machen wüsste, wie bei anderen Ascidien das Epicard zu dem das Knospenentoderm bildenden Organ wurde. Kaum wird es aber als eine Erklärung gelten dürfen, wenn man die palleale Knospenbildung als einen cänogenetischen Vorgang betrachtet und annimmt, dass die ursprünglich vom Entoderm ausgeübte Leistung der Bildung des Knospenentoderms plötzlich vom ektodermalen Peribranchialepithel übernommen worden sei. Für mindestens ebenso wahrscheinlich halte ich die Annahme eines spontanen, selbstständigen Auftretens der pallealen Knospung in einer bestimmten Ascidiengruppe.

Ich hatte früher, als ich die Verschiedenheiten im Entwickelungsverlauf der Knospen in verschiedenen Ascidiengruppen unterschätzte, angenommen, dass die dreiblätterige Knospenanlage direct mit einem solchen Stadium zu vergleichen ist, das unmittelbar aus der geschwänzten Larve hervorging. Zwar fehlt in der Knospenanlage noch jede Andeutung der Peribranchialräume, und das Entoderm stellt eine einfache Blase dar, ohne sich noch in Kiemendarm und Verdauungstractus gesondert zu haben: aber andererseits zeigt doch die weitere Entwickelung der Knospenanlage gewisse Uebereinstimmungen mit der postlarvalen Entwickelung der Ascidien. Die auffallendsten Aehnlichkeiten habe ich bereits oben hervorgehoben: sie bestehen darin, dass im ganzen Verlauf der Knospenentwickelung ein der geschwänzten Larve vergleichbares Stadium gar nicht mehr auftritt (p. 1043) und dass das Mesoderm sich ganz ähnlich verhält wie während der postlarvalen Zeit, da es niemals einen Mesoblast, sondern lediglich ein lockeres Mesenchym darstellt (p. 1042). Als eine weitere Uebereinstimmung tritt hinzu das Verhalten des ektodermalen Hautepithels. Während das äussere embryonale Blatt für die Organbildung von grosser Wichtigkeit ist und das gesammte larvale Nervensystem mit den Sinnesorganen, Sinnesblase, Flimmergrube, ferner die Peribranchialwandungen hervorgehen lässt, steht das Knospenektoderm auf der gleichen Stufe der Leistungsfähigkeit wie das ektodermale Hautepithel der festsitzenden Larve, d. h. es bildet keine neuen Organe mehr, sondern stellt lediglich die äussere epitheliale Leibeswand dar und betheiligt sich nur an der inneren Auskleidung der In- und Egestionsöffnungen oder der beiden Siphonen.

In allen übrigen Entwickelungsvorgängen unterscheidet sich aber die Knospung mehr oder minder scharf und auffallend von den postlarvalen Erscheinungen, und die Unterschiede bestehen im Wesentlichen darin, dass bestimmte Organe, die im Embryo ektodermal entstehen, in den Knospen entodermal sich bilden. Es entwickelt sich also die dreiblätterige Knospenanlage durchaus nicht so, wie ein abgelöstes Stück einer festsitzenden Larvenform sich regeneriren müsste, wenn es Derivate aller drei Keimblätter des Mutterthieres enthielte. Wenn auch die frühen und frühesten Stadien der Embryonalentwickelung in der Knospung nicht wiederkehren, so folgt also daraus durchaus nicht, dass die Knospungsvorgänge sich so vollziehen wie die Umbildung der metamorphosirten Larve zur fertigen Ascidie.

Die gröberen und leicht auffallenden Unterschiede im Verlaufe der Knospung und Embryonalentwickelung wurden sofort allgemein bemerkt und anerkannt, nachdem einmal auf sie hingewiesen worden war; das Unterbleiben der Processe der Furchung, Gastrulation und Keimblätterbildung, das gänzliche Fehlen eines der geschwänzten Larve entsprechenden Knospenstadiums konnte Niemandem unbemerkt bleiben, der die Knospungsvorgänge nur einigermassen aufmerksam verfolgte. Dass aber die Organe der ausgebildeten Ascidien in der geschlechtlichen und

ungeschlechtlichen Entwickelung aus verschiedenen Keimblättern, da aus dem Entoderm, dort aus dem Ektoderm entstehen könnten, schien geradezu unglaublich. Zwar hätten die Untersuchungen Kowalevsky's schon zu Anfang der siebziger Jahre lehren müssen, dass z. B. in Bezug auf die Entstehung der Peribranchialräume in Knospen und Embryonen Uebereinstimmung nicht herrscht, allein man dachte eher an einen Beobachtungsfehler, oder begnügte sich auch, Kowalevsky's Befunde als Curiosa zu registriren. Bald aber mehrten sich die Fälle, in denen Embryonalentwickelung und Knospung nicht übereinstimmten, und selbst die verschiedenen Knospungsmodi verschiedener Ascidiengruppen erwiesen sich in Bezug auf das Verhalten der Keimblätter verschieden. So konnte Heider (1897), seinen Ueberblick über die Tunicatenknospung zusammenfassend, sagen: „Aus dem Gesagten geht hervor, dass wir bei den Tunicaten, wenn wir den bisher vorliegenden Angaben Vertrauen schenken, das Bild einer förmlichen Anarchie vor uns sehen." Wenn auch zweifellos manche Vorgänge der Knospung bisher nicht zutreffend beschrieben sind, so finden sich doch noch immer, auch nach Ausschaltung aller nicht ganz überzeugenden Beobachtungen, so zahlreiche und wichtige Unterschiede, dass Heider von seinem früheren Standpunkt aus zu jener Aeusserung ganz berechtigt war. Es erschien also bald ganz unmöglich, in der Organogenie bei Embryonen und Knospen nur Modificationen ein und desselben Entwickelungsvorgangs zu erweisen, der da und dort in gleicher Weise die drei Keimblätter betrifft. An eine feste Continuität der Keimblätter durch die verschiedenen Generationen hindurch war weiterhin ebensowenig zu denken, wie daran, dass in den Knospen und im Embryo alle Organe aus denselben Keimschichten ihren Ursprung nehmen.

Diesen neu erkannten Thatsachen ist denn auch bald die Theorie nachgehinkt, und was früher unerklärlich und deshalb kaum glaublich erschien, sollte auf einmal als logische Nothwendigkeit gelten. Das Stärkste in dieser Richtung hat sich Hjort (1894, 1896) geleistet. Knospung und Embryonalentwickelung sind zwei in keiner Weise aufeinander beziehbare Processe. Die Knospung muss ihre eigenen Gesetze haben, nach denen sie die Organe der Ascidie „durch Neubildung aus einer sehr primitiven Anlage" entstehen lässt. Da der Ausgangspunkt der Entwickelung zum Embryo und zum Blastozooid ein verschiedener ist, hier die dreischichtige Knospenanlage, dort das Ei, müssen die Entwickelungsvorgänge verschieden verlaufen. Wenn dann das Innenblatt der Knospe einmal aus dem Entoderm, ein anderes Mal aus dem Ektoderm des Mutterthieres entspringt, so kann Hjort darin nichts finden, was der Keimblätterlehre widerspricht. Anders denkt freilich Heider (1897), denn er giebt zu, dass die Keimblättertheorie in dem weiten Sinne, wie sie durch Haeckel und die meisten Embryologen verstanden wird, auf die Ascidienknospung keine Anwendung mehr finden kann: „Wir waren vielleicht zu voreilig, wenn wir die Voraussetzungen der

Keimblätterlehre, welche in dem Bereiche der embryonalen Entwickelung (der directen oder typischen, wie Roux sie nennt) gewonnen wurden, ohne weiteres auch für die atypische oder indirecte Entwickelung (Knospung, Theilung, Regeneration etc.) anwenden zu können glaubten. Beschränken wir die Geltung der Keimblätterlehre auf das Gebiet, für welches sie zuerst aufgestellt wurde, das der Entwickelung aus dem Ei!" Schaltet man aber die Keimblätterlehre für alle die mannigfachen Vorgänge, die sich an die ungeschlechtliche Zeugung anschliessen, aus, so klafft eine breite Lücke, und es bleibt die Frage zu beantworten, welche Gesetze die Organogenie in den Knospen beherrschen und regeln, wenn keinerlei Beziehung zur Embryonalentwickelung besteht. Es ist also mit jener Beschränkung, wie mir scheint, kaum etwas gewonnen oder aufgeklärt.

Einen völlig anderen Standpunkt als Heider nahmen bei der Beurtheilung dieser Frage Van Beneden und Julin (1885) ein. Sie halten es mit der Lehre von der Homologie der Keimblätter für durchaus unvereinbar, dass ein bestimmtes Organ in Knospen und Embryonen aus verschiedenen Keimblättern entstehen könnte. Im Besonderen veranlassen sie die Angaben über eine ektodermale und entodermale Herkunft der Peribranchialräume hier und dort zu dem Ausspruch: „Car, si les observations de Kowalevsky étaient exactes, les bases même de la théorie des feuillets en seraient fortement ébranlées." Da sie an die Richtigkeit der thatsächlichen Befunde Kowalevsky's nicht glaubten, unternahmen sie eine Nachuntersuchung der Bildung des Peribranchialraums im Ascidienembryo und kamen zu der Ueberzeugung, dass hier die Peribranchialwände nicht rein ektodermal seien, sondern theilweise auch vom Entoderm gebildet würden. Wäre das zutreffend, so wäre eine befriedigende Erklärung der Verschiedenheiten wohl möglich. Es liesse sich dann sehr wohl verstehen, wenn in der ungeschlechtlich entstehenden Generation die Bedeutung des äusseren Keimblatts im Verhältniss zu der des inneren bei der Peribranchialbildung zurückträte und nur noch die unmittelbare Umgebung der Egestionsöffnung vom Ektoderm geliefert würde. Wenn ursprünglich auch in den Knospen, so wie in den Embryonen, die Peribranchialwände rein ektodermal entstanden, konnte später durch die zuerst auftretenden Kiemenspalten ein entodermaler Antheil hervorwachsen, der nicht nur den Spaltenrahmen bekleidete, sondern nach und nach immer weiter sich ausdehnte, bis er die gesammte ursprüngliche Peribranchialwand verdrängte. Die beiden ersten Kiemenspalten, aus denen das Entoderm hervorgetreten sein müsste, würden daher den Stellen entsprechen, an welchen in den Knospen die entodermalen Peribranchialdivertikel ontogenetisch hervortreten. Auf diese Weise liessen sich unschwer die beiden extremen Fälle, wie sie die gegenwärtige Embryonalentwickelung und Knospung der Ascidien aufweisen, durch eine continuirliche Reihe hypothetischer Uebergangsstadien verbinden.

Da sich aber ein entodermaler Antheil im embryonalen Peribranchialraum nicht findet, besteht in der That die Alternative, die Van Beneden als undenkbar hinstellte: Entweder sind die Peribranchialräume in den durch Knospung und aus befruchteten Eiern entstandenen Individuen einander nicht homolog, oder es kann ein Organ entodermalen Ursprungs einem solchen homolog sein, das aus dem Ektoderm sich bildet. Genau das Gleiche gilt auch für das Nervensystem, das da und dort verschieden entsteht, entweder aus dem inneren Knospenblatt, oder aus dem äusseren Keimblatt des Embryos. Der Gegensatz des Ursprungs tritt im Nervensystem vielleicht noch bemerkenswerther hervor als in den Peribranchialwänden, denn, nicht so einfach wie hier, lässt sich dort eine continuirliche Uebergangsreihe zwischen einem rein entodermal und rein ektodermal gebildeten nervösen Apparat construiren. Die erste Möglichkeit, dass das Nervensystem und die Peribranchialräume aller Ascidien und im Besonderen der Oozooide und der von ihnen abstammenden Blastozooide derselben Species nicht homolog sein könnten, wird meines Erachtens kaum ernstlich erwogen werden können. Denn beide Gebilde stimmen in ihrem gesammten histologischen und anatomischen Verhalten bei den geschlechtlich und ungeschlechtlich entstandenen Generationen bis in alle Einzelheiten überein, und wollte man ihre Homologie in Abrede stellen, so wüsste ich in der That nicht, wie man den Begriff „homolog" definiren sollte, wenn er dann noch anwendbar bleiben soll.

Darnach muss man sich also wohl dazu verstehen, Homologien anzunehmen, auch wenn in der ontogenetischen Entwickelung das betreffende Organ nicht immer und überall auf die gleiche Weise entsteht, sondern, wie das Nervensystem und die Peribranchialwände, in den Knospen entodermal, im Embryo ektodermal sich bilden. Um diese Schwierigkeit kommt man auch dann nicht herum, wenn man, wie z. B. Hjort, erklärt, die Knospenanlage besitze überhaupt keine Keimblätter: das Innenblatt sei weder Entoderm, noch (bei Botrylliden) Ektoderm, die Mittelschicht sei nicht dem Mesoderm, die Aussenschicht nicht dem Ektoderm des Embryos homolog. Es kann nicht schwer fallen, die Ausdrücke „Keimblatt" und „Ektoderm, Mesoderm, Entoderm" bei Beschreibung der Knospenanlage zu vermeiden und lediglich „Blatt" oder „Schicht" zu sagen. Dann wird man freilich nicht mehr durch die Behauptung gestört werden, dass das Knospenentoderm der Botrylliden ektodermal entsteht, oder dass das Nervensystem der Blastozooide entodermal sich bildet, aber im Wesentlichen bleibt doch alles beim Alten, und die Discontinuität der Keimblätter hat keine Erklärung gefunden. Will man das Innenblatt der Knospenanlage deshalb nicht Entoderm nennen, weil es, im Gegensatz zum embryonalen Entoderm, Anlagen zu solchen Organen enthält, die im Embryo ektodermal entstehen, so wird man, weiter zurückblickend, fragen müssen, ob es denn dann überhaupt noch gestattet ist, von einem Entoderm des Mutterthieres zu sprechen, wenn aus einem zweifellos entodermalen Organ jenes fragliche innere Knospenblatt

sich ausstülpt. Es muss doch dann auch das mütterliche Entoderm bereits die Anlagen für die ektodermalen Organe der Knospe enthalten und dürfte daher, nach dem vorhergehenden Raisonnement, ebensowenig als entodermal bezeichnet werden, wie das innere Knospenblatt selbst. Ich theile freilich einen solchen Standpunkt nicht. Denn ebensowenig wie das Entoderm eines Embryos dadurch aufhört, Entoderm zu sein, dass sich in ihm häufig die Eizellen, die doch die Fähigkeit zur Erzeugung eines ganzen Organismus haben, entwickeln, während sie bei anderen Thieren im Ektoderm entstehen, ebensowenig verliert auch das Entoderm einer knospenden Ascidie dadurch seine Bedeutung als inneres Blatt, dass sich mittelbar aus ihm neben anderen Organen auch das Nervensystem und die Peribranchialwände des Tochterthieres hervorbilden. Daher fasse ich nach wie vor das innere Blatt des sich bildenden Oozooids als Entoderm auf, das äussere als Ektoderm. Aber ich scheue mich auch nicht, die gleichen Bezeichnungen auf die junge Knospenanlage zu übertragen und vergleiche das innere Knospenblatt dem Entoderm des Embryos, obwohl dieses nicht alle Organe bildet, die jenes zu produciren im stande ist. Allerdings gilt dann nicht mehr die ältere, engere Fassung der Keimblätterlehre, die die Keimblätter nur dann als homolog zulässt, wenn gleiche Organe aus ihnen entstehen, und nur dann Organe zu homologisiren gestattet, wenn diese aus dem gleichen Keimblatt entstehen. Zu diesem Ergebniss muss aber meines Erachtens auch der kommen, der die Keimblätterlehre nur auf die Embryonalentwickelung beschränkt und auf ihre Anwendung auf die Vorgänge der ungeschlechtlichen Fortpflanzung verzichtet. Wer sich zu einer solchen Erweiterung der Lehre von den Keimblättern nicht verstehen will, kann nicht einfach dabei Halt machen, dass er die Knospung ihre eigenen Wege einschlagen und unbeeinflusst von den Keimblättern sich vollziehen lässt, sondern füglich wird auch er sich entschliessen müssen, nicht nur zum Verzicht darauf, die Keimblätterlehre in jener engeren Bedeutung auf die Knospung anzuwenden, sondern zu einem vollen Verzicht auf die Keimblätterlehre schlechthin.

XVI. Das System.

1. Die Systematik der Ascidien bei früheren Autoren.

Im ersten, historischen Abschnitt dieses Werkes haben die Erörterungen über die älteren systematischen Bestrebungen einen breiteren Raum beansprucht, und auch einiger neueren Classificationen der Tunicaten wurde bereits gedacht (p. 67 u. fg.), so im Besonderen der Lahille's (1890) und Herdman's (1891). Ich habe mich oben (p. 75 u. 77) darauf beschränkt, von dem Tunicatensystem beider Forscher nur die Hauptgruppen bis herab zu den Familien, beziehungsweise den Subfamilien, anzuführen; da ich selbst in diesem Capitel aber eine Uebersicht der Gattungen der Ascidien gebe, muss ich an dieser Stelle auch

das Ascidiensystem Herdman's und Lahille's ausführlicher mittheilen, um den Unterschied in der systematischen Stellung einer ganzen Reihe von Gattungen klar zur Anschauung zu bringen.

Im engen Anschluss an die älteren systematischen Anschauungen berücksichtigt **Herdman** in erster Linie das Vorhandensein oder Fehlen der Knospung, dann die Art und Weise der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, sowie die Form des Stockes, und kommt so dazu, die Ordnung der Ascidien in drei Unterordnungen einzutheilen. Ich habe aber bereits oben (p. 77) erwähnt, dass meines Erachtens die 3. Unterordnung der Pyrosomen zu den Ascidien eine so innige verwandtschaftliche Beziehung nicht besitzt, dass alle diese Formen in ein und dieselbe Ordnung zusammengestellt werden könnten. Herdman's Ascidiensystem stellt sich in folgender Weise dar:

Order I. Ascidiacea, Blainville.

Suborder I. Ascidiae simplices, Savigny.

Familie 1. Molgulidae, Lac.-Duth.

Gattung 1. *Paramolgula* Traustedt.
„ 2. *Eugyra* Alder u. Hancock.
„ 3. *Bostrichobranchus* Traust.
„ 4. *Ascopera* Herd.
„ 5. *Pera* Stimpson.
„ 6. *Ctenicella* Lac.-Duth.
„ 7. *Molgula* Forbes.
„ 8. *Eugyriopsis* Roule.

Familie 2. Cynthiidae, Lac.-Duth.

Subfamilie 1. Bolteniinae, Herd.

Gattung 1. *Boltenia* Sav.
„ 2. *Cystingia* Mac Leay.
„ 3. *Fungulus* Herd.
„ 4. *Culeolus* Herd.

Subfamilie 2. Cynthiinae, Herd.

Gattung 1. *Microcosmus* Heller.
„ 2. *Rhabdocynthia* Herd.
„ 3. *Cynthia* Sav.
„ 4. *Forbesella* Herd.

Subfamilie 3. Styelinae, Herd.

Gattung 1. *Styeloides* Sluiter.
„ 2. *Pelonaia* Forb. u. Good.
„ 3. *Bathyoncus* Herd.
„ 4. *Styela* Mac-Leay.
„ 5. *Styelopsis* Traustedt.
„ 6. *Dendrodoa* Mac-Leay.
„ 7. *Glandula* Stimpson.
„ 8. *Polycarpa* Heller.

Familie 3. Ascidiidae. Herdman.
Subfamilie 1. Corellinae. Herdm.
Gattung 1. *Chelyosoma* Brod. u. Sow.
„ 2. *Corynascidia* Herd.
„ 3. *Corella* Ald. u. Hanc.

Subfamilie 2. Hypobythiinae. Herdm.
Gattung 1. *Hypobythius* Moseley.

Subfamilie 3. Ascidiinae, Herdm.
Gattung 1. *Phallusia* Sav.
„ 2. *Ascidiella* Roule.
„ 3. *Ascidia* L.
„ 4. *Pachychlaena* Herd.
„ 5. *Abyssascidia* Herd.

Subfamilie 4. Cioninae, Roule.
Gattung 1. *Rhodosoma* Ehrenberg.
„ 2. *Ciona* Fleming.

Familie 4. Clavelinidae. Forbes.
Gattung 1. *Diazona* Sav.
„ 2. *Rhopalaea* Philippi.
„ 3. *Rhopalopsis* Herdm.
„ 4. *Sluiteria* Van Bened.
„ 5. *Ecteinascidia* Herd.
„ 6. *Perophora* Wiegm.
„ 7. *Perophoropsis* Lahille.
„ 8. *Podoclavella* Herd.
„ 9. *Stereoclavella* Herd.
„ 10. *Clavelina* Sav.

Suborder II. Ascidiae compositae, Savigny.
Familie 1. Botryllidae, Giard.
Gattung 1. *Symplegma* Herd.
„ 2. *Botryllus* Gärtner u. Pallas.
„ 3. *Polycyclus* Lamarck.
„ 4. *Botrylloides* M.-Edw.
„ 5. *Sarcobotrylloides* Drasche.

Familie 2. Distomidae. Giard.
Gattung 1. *Colella* Herd.
„ 2. *Oxycorynia* Drasche.
„ 3. *Chondrostachys* Macdonald.
„ 4. *Distaplia* Della Valle.
„ 5. *Distoma* Gärtner.
„ 6. *Heterotrema* Fiedler.
„ 7. *Cystodytes* Drasche.

Familie 3. Polyclinidae, Giard.
Gattung 1. *Pharyngodictyon* Herd.
.. 2. *Tylobranchion* Herd.
.. 3. *Glossophorum* Lahille.
.. 4. *Aplidiopsis* Lahille.
.. 5. *Aurantium* Giard.
.. 6. *Polyclinum* Sav.
.. 7. *Psammaplidium* Herd.
.. 8. *Polyclinoides* Drasche.
.. 9. *Aplidium* Sav.
.. 10. *Amaroucium* M.-Edw.
.. 11. *Atopogaster* Herd.
.. 12. *Sigillina* Sav.
„ 13. *Synoicum* Phipps.
„ 14. *Sidnyum* Sav.
„ 15. *Morchellium* Giard.
„ 16. *Morchelloides* Herd.
„ 17. *Parascidia* M.-Edw.
„ 18. *Fragarium* Giard.
„ 19. *Fragaroides* Maurice.
„ 20. *Circinalium* Giard.

Familie 4. Didemnidae, Giard.
Gattung 1. *Didemnum* Sav.
.. 2. *Didemnoides* Drasche.
.. 3. *Leptoclinum* M.-Edw.
.. 4. *Eucoelium* Sav.

Familie 5. Diplosomidae, Giard.
Gattung 1. *Diplosomoides* Herd.
„ 2. *Diplosoma* Macdonald.

Familie 6. Coelocormidae, Herdm.
Gattung 1. *Coelocormus* Herd.

Familie 7. Polystyelidae, Herdm.
Gattung 1. *Thylacium* Carus.
.. 2. *Polystyela* Giard.
.. 3. *Chorizocormus* Herdm.
.. 4. *Synstyela* Giard.
.. 5. *Goodsiria* Cunningham.
„ 6. *Oculinaria* Gray.

Suborder III. Ascidiae luciae. Savigny.
Familie 1. Pyrosomidae, Jones.
Gattung 1. *Pyrosoma* Péron.

Ein ganz anderes Eintheilungsprincip als Herdman bringt **Lahille** (1887) zur Anwendung. Er versucht, die theoretischen Erwägungen früherer Autoren (Giard, Lacaze-Duthiers, Drasche), dass in einem natürlichen System die einfachen und zusammengesetzten Ascidien nicht länger getrennt werden dürften, praktisch auszugestalten. Die grossen Gruppen der einfachen, zusammengesetzten und socialen Ascidien werden eingezogen, und die Ascidien, die er als Classe der Eutremata bezeichnet, und zu denen er auch die Dolioliden und Pyrosomen rechnet, werden in drei Ordnungen gebracht: Aplousobranchiata, Phlebobranchiata und Stolidobranchiata. Bestimmend für die Eintheilung in die drei Gruppen ist die Beschaffenheit des Kiemendarms. Die Aplousobranchiata entbehren vollständig aller innerer Längsgefässe der Kiemen. In dieser Gruppe vereinigt Lahille eine Anzahl socialer und zusammengesetzter Ascidien, die Dolioliden und Pyrosomen. Die Phlebobranchiata führen in ihren Kiemen nur eine besondere Art von inneren Längsgefässen, die „sinus anastomotiques longitudinaux", und umfassen eine Anzahl socialer und einfacher Ascidien. Die Stolidobranchiata endlich haben Kiemendarmwandungen mit mehreren inneren Längsgefässen und Längsrippen (côtes longitudinales) und enthalten einfache und zusammengesetzte Ascidien. Die Vertheilung der Gattungen auf die grösseren Gruppen ergiebt sich aus der folgenden tabellarischen Uebersicht:

III. Classe der Tunicata: Eutremata.

1. Ordnung. Aplousobranchiata.

1. Familie. Doliolidae.
   Gattungen: *Anchinia* Eschscholtz.
   Doliolum Qu. u. Gaim.

2. Familie. Pyrosomidae.
   Gattung: *Pyrosoma* Lesueur.

3. Familie. Didemnidae.
   Gattungen: *Didemnoides* Drasche.
   Didemnum Sav.
   Leptoclinum M.-Edw.
   Diplosoma Macdonald.
   Diplosomoides Drasche.
   Eucoelium Sav.
   Coelocormus Herd.

4. Familie. Distomidae.
   Gattungen: *Distaplia* Della Valle.
   Distoma Gärtner.
   Cystodites Drasche.
   Colella Herd.
   Clarelina Sav.

5. Familie. Polyclinidae.
Gattungen: *Glossophorum* Lahille.
Polyclinum Sav.

6. Familie. Aplidiidae.
Gattungen: *Pharyngodictyon* Herd.
Pleurolophium Giard.
Synoicum Phipps.
Aplidium Sav.
Amaroucium M.-Edw.
Sigillina Sav.
Circinalium Giard.
Parascidia M.-Edw.

2. Ordnung. Phlebobranchiata.

1. Familie. Cionidae.
Gattungen: *Tylobranchion* Herd.
Ciona Fleming.
Rhopalona Philippi.
Diazona Sav.

2. Familie. Ascidiidae.
Gattungen: *Perophora* Wiegmann.
Perophoropsis Lahille.
Ascidiella Roule.
Ascidia Linné.
Phallusia Sav.

3. Familie. Corellidae.
Gattungen: *Corella* Hanc.
Rhodosoma Ehrenb.
Abyssascidia Herd.

4. Familie. Corynascidiidae.
Gattungen: *Corynascidia* Herd.
Hypobythius Moseley.

3. Ordnung. Stolidobranchiata.

1. Familie. Polystyelidae.
Gattungen: *Goodsiria* Cunningham.
Botryllus Gärtner.
Polycyclus Lamarck.
Symplegma Herd.

2. Familie. Styelidae.
Gattungen: *Bathyoncus* Herd.
Alderia Lahille.
Styela Sav.
Polycarpa Heller.
Styelopsis Traustedt.

Pandocia Sav.
Glandula Traust.

3. Familie. Cynthidae.
Gattungen: *Culeolus* Herd.
Fungulus Herd.
Boltenia Sav.
Cynthia Sav.
Herdmania Lah.
Microcosmus Heller.

4. Familie. Eugyridae.
Gattungen: *Chelyosoma* Eschr.
Paramolgula Traust.
Euggra Ald. u. Hanc.

5. Familie. Molgulidae.
Gattungen: *Ascopera* Herd.
Anurella Lac.-Duth.
Molgula Forb.
Ctenicella Lac.-Duth.
Euggriopsis Roule.

Die wesentlichen Unterschiede dieses Systems von Lahille gegenüber dem von Herdman treten auf den ersten Blick sofort hervor. Es ist nur eine ganz äusserliche und zufällige Uebereinstimmung, wenn beide Forscher die gesammten Ascidien in drei Gruppen zerlegen: Herdman in die Unterordnungen der Ascidiae simplices, Asc. compositae und Asc. luciae; Lahille in die Ordnungen der Aplousobranchiata, Phlebobranchiata und Stolidobranchiata. Man kann sich leicht überzeugen, dass die drei Gruppen in dem einen und anderen System ganz verschiedene Gattungen enthalten und sich in keiner Weise aufeinander beziehen lassen.

Lahille's System hat in neuester Zeit viel Anklang gefunden, und es gehen die Versuche, ein neues und natürliches System der Ascidien aufzustellen, die Garstang (1895), Sluiter (1895) und andere unternommen haben, im Wesentlichen von Lahille's Anschauungen aus.

Garstang theilt, so wie Lahille, die Ascidien in die drei Gruppen der Aplousobranchia, Phlebobranchia und Stolidobranchia, unterscheidet sich aber insofern von seinem Vorgänger, als er in richtigerer Beurtheilung der Thatsachen die Pyrosomen und Dolioliden von den Aplousobranchiern und von den Ascidien überhaupt abtrennt und zu den Salpen in nähere Beziehung bringt. Sein Tunicatensystem ergiebt sich aus folgender tabellarischen Uebersicht:

A. Perennichordata.

I. Endostylophora. Schlund mit Endostyl.
Gattungen: *Oikopleura*, *Fritillaria*.

II. Polystylophora. Schlund ohne Endostyl.
Gattung: *Kowalevskia.*

B. Caducichordata.

I. Thaliacea. Pelagische Formen mit ungetheilten Protostigmata.
1. Myosomata. Musculatur bandförmig.
Gattungen: *Doliolum, Salpa, Anchinia.*
2. Pyrosomata. Musculatur in zerstreuten Faserzügen.
Gattung: *Pyrosoma.*

II. Ascidiacea. Festsitzende Formen. Protostigmata in secundäre Spalten getheilt.
1. Stolidobranchia.
Gattungen: *Botryllus, Cynthia, Goodsiria.*
2. Phlebobranchia.
Gattungen: *Perophora, Ascidia, Diazona.*
3. Aplousobranchia.
Gattungen: *Clavelina, Distaplia, Amaroucium, Didemnum.*

Auch das Acidiensystem **Sluiter's** weist auf die Anschauungen zurück, die zuerst Lahille ausgesprochen und in seinem System vertreten hat. So wie Lahille betrachtet auch Sluiter einfache und zusammengesetzte Ascidien nicht mehr als zwei völlig getrennte Gruppen, sondern versucht, sie gemeinsam, ohne Rücksicht auf das Vorkommen oder Fehlen der Knospung in Unterordnungen und Familien zu bringen. Im Laufe der Zeit hat Sluiter im Einzelnen einen Wechsel in seinen Anschauungen eintreten lassen und den Umfang der Gesammtgruppe der Ascidien enger gefasst als Lahille. Zuerst (1895) hatte er nur die Dolioliden aus der Classe der Ascidien entfernt, die Pyrosomen aber in dieser belassen; später jedoch (1898) fehlen auch diese letzteren in der systematischen Uebersicht der Ascidienfamilien, da sie zu den Thaliacea gestellt werden. In demselben Umfang erscheinen die Ascidien auch in der letzten systematischen Uebersicht, die Sluiter erst kürzlich (1904) gegeben hat:

I. Unterordnung. Ascidiacea socialia.
Familien: Clavelinidae.
Perophoridae.
Diazonidae.

II. Unterordnung. Ascidiacea merosomata.
(= Aplousobranchia Garstang's exclus. Socialia oder Clavelinidae.)
Familien: Distomidae.
Polyclinidae.
Didemnidae.
Diplosomidae.
Coelocormidae.

III. Unterordnung. Ascidiacea holosomata.

1. Abtheilung. Phlebobranchiata.

(= Phlebobranchiata Lahille's exclus. Perophoridae und Diazonidae.)

Familien: Corellidae.
Hypobythiidae.
Ascidiidae.
Cionidae.

2. Abtheilung. Stolidobranchiata.

(= Stolidobranchiata Lahille's.)

Familien: Cynthiidae (Halocynthiidae).
Styelidae.
Polystyelidae (Polyzoidae).
Botryllidae.
Bolteniidae.
Molgulidae.

In Sluiter's System erscheinen, wie bei Herdman und Lahille, die Ascidien in 3 Gruppen getheilt, denen der Werth von Unterordnungen zuerkannt wird. Aber die Gruppen haben bei den verschiedenen Autoren eine ganz andere Bedeutung, denn sie enthalten ganz andere Gattungen.

Als erste Unterordnung behält Sluiter die alte Milne-Edwards'sche Gruppe der „Ascidiacea socialia". Das gemeinsame Merkmal der Socialia liegt in der Stockform und der stolonialen Knospung. Wenn man aber das Vorhandensein oder Fehlen und die Art der Knospung überhaupt nicht mehr als Eintheilungsprincip verwerthen will, sondern lediglich die Form und den Bau der Einzeltbiere als massgebend betrachtet, hätte meines Erachtens auch die Gruppe der socialen Ascidien nicht aufrecht erhalten werden dürfen, sondern aufgelöst werden müssen, wie es auch Lahille durchgeführt hat. Unter den Socialia Sluiter's finden sich solche Gattungen vereinigt, auf welche vollkommen entweder die Diagnose der zweiten oder der dritten Unterordnung (Ascidia merosomata oder holosomata) passt. Daher haben die verschiedenen Gattungen der socialen Ascidien Sluiter's im Systeme Lahille's an ganz verschiedenen Stellen ihren Platz gefunden. Die *Clavelina* ordnet Lahille in die Familie der Distomidae und die Ordnung der Aplousobranchiata ein: die Gattungen *Ecteinascidia* und *Diazona* stellt er in die Familie der Cionidae, die *Perophora* in die Familie der Ascidiidae, und diese beiden Familien bringt er in die Ordnung der Phlebobranchiata.

Die zweite Unterordnung Sluiter's, die „Ascidiacea merosomata", deckt sich im Wesentlichen mit den Aplousobranchia Lahille's oder Garstang's und ist dadurch gekennzeichnet, dass der Verdauungstractus hinter dem Kiemendarm liegt, und dass die Kieme der inneren Längsgefässe entbehrt, wohl aber meist durch innere Quer-

gefässe oder Horizontalmembranen ausgezeichnet ist. Der Körper ist fast immer in Thorax und Abdomen gesondert, zuweilen findet sich überdies noch ein besonderes Postabdomen. Die Merosomata umfassen den grössten Theil der alten Synascidien, und anfänglich rechnete ihnen Sluiter auch die Pyrosomen zu, obwohl diese doch ebensodeutliche innere Längsgefässe tragen, wie die zu den Ascidiacea holosomata gezählten Botryllidae.

Die dritte Unterordnung wird durch die „Ascidiacea holosomata" gebildet: sie umfasst alle Monascidien und von den Synascidien die Botryllidae und Polystyelidae. Die Gruppe kennzeichnet sich durch deutliche innere Längsgefässe der Kiemenwand und ferner dadurch, dass sich der Leib niemals in scharf gesonderte, hintereinander liegende Abschnitte (Thorax und Abdomen) gegliedert zeigt. Sluiter theilt die Holosomata in zwei Gruppen, die bereits Lahille aufgestellt und abgegrenzt hatte, in die Phlebobranchiata und Stolidobranchiata. Die Unterschiede sollten darin bestehen, dass die inneren Längsgefässe in den beiden Gruppen Verschiedenheiten darböten, die freilich nicht näher festgestellt wurden, und dass wahrscheinlich die Neuraldrüse in der ersten Gruppe ventral, in der zweiten dorsal vom Ganglion läge. Schon an anderen Stellen dieses Buches habe ich mich gegen die Berechtigung der Eintheilung der Holosomen in die beiden Gruppen der Phlebobranchiata und Stolidobranchiata, oder, besser ausgedrückt, gegen die Zusammenfassung dieser beiden letztgenannten Gruppen zur Unterordnung Holosomata erklären müssen. Es hat sich gezeigt (p. 861 fg.), dass der von Lahille angenommene principielle Unterschied zwischen den côtes longitudinales der Stolidobranchier und den sinus anastomotiques longitudinaux der Phlebobranchier nicht besteht, und dass alle inneren Längsgefässe der Kieme im Wesentlichen übereinstimmen. Trotzdem entsprechen die Phlebobranchia und Stolidobranchia im Wesentlichen zwei Ascidienfamilien, die in früherer Zeit weit verbreitet anerkannt waren, später aber eine jede in mehrere zerlegt wurden. Die Phlebobranchia decken sich nahezu mit der Familie Ascidiidae im System Herdman's; die Stolidobranchia nthalten nahezu dieselben Gattungen wie die Gruppe der Cynthiae noch bei Heller (1877). Auch ich werde weiter unten z. Th. diese Gruppen festhalten, indem ich ihnen den Werth von Ordnungen zuerkenne. Ebensowenig wie die Socialia eine einheitliche Gruppe darstellen, bilden die Holosomen und Merosomen zwei natürliche, dem Grad der Blutsverwandtschaft entsprechende Ascidiengruppen. Meine früheren Ausführungen (p. 116, 863 fg.) scheinen mir ausreichend genug zu sein, so dass ich hier auf sie verweisen kann und es für überflüssig halten darf, auf diese Frage nochmals zurückzukommen.

Nur darauf möchte ich noch an dieser Stelle besonders hinweisen, dass auch Herdman gelegentlich die Bezeichnungen Merosomata und Holosomata anwendet, aber es geschieht das in einem anderen Sinne als es Sluiter that. Obwohl Herdman der Ansicht ist, dass die Synas-

cidien polyphyletischen Ursprungs sind, hält er es doch für zweckmässiger, wie früher (p. 77), diese Gruppe im alten Umfang als 2. Unterordnung (Ascidiae compositae) aufrecht zu erhalten; nur Milne-Edwards' sociale Ascidien zählt er als Familie der Clavelinidae der 1. Unterordnung der Ascidiae simplices zu. Die compositen Ascidien bringt er in die zwei Gruppen (sections) der Merosomata oder Chalarosomata und Holosomata oder Pectosomata, je nachdem eine Gliederung des Körpers in Thorax und Abdomen event. in Postabdomen vorhanden ist oder fehlt. Die Gruppe der Merosomata deckt sich also mit der gleichbenannten im Sluiter'schen System, da auch diese nur Synascidien enthält. Sluiter's Holosomata dagegen bilden eine viel umfangreichere Gruppe, da sie ausser, wie bei Herdman, Botrylliden und Polystyeliden noch sämmtliche Monascidien umfasst. Uebrigens scheint es mir ungerechtfertigt, wenn sich Sluiter (1904) über die Einengung des Begriffs Holosomata durch Herdman beschwert fühlt. Abgesehen davon, dass vielfach die Bezeichnungen grösserer Thiergruppen die gleichen geblieben sind, auch wenn einzelne Familien an anderen Stellen des Systems untergebracht wurden, hat überdies Herdman noch die neuen Gruppenbezeichnungen Chalarosomata und Pectosomata in Vorschlag gebracht. Die Eintheilung der Synascidien nach dem Vorhandensein oder Fehlen einer Gliederung des Körpers in hintereinander liegende Abschnitte wird man vielleicht als begründet ansehen können. Um so auffallender aber ist es, dass Herdman dieses Eintheilungsprincip nicht consequent durchführt, sondern in seiner Familie der Clavelinidae (Ascidia socialia) viele Gattungen zusammenfasst, obwohl diese ganz gleiche Verschiedenheiten zeigen wie die Holosomata und Merosomata.

Nach den neuesten Untersuchungen von **Julin** über die Entstehung des Kiemenkorbes der Ascidien und über den Bau der *Archiascidia* (1904) müsste man nach ganz anderen Principien verfahren, um zu einem natürlichen System der Ascidien zu gelangen. In erster Linie massgebend ist die Zahl der primären Kiemenspalten oder Protostigmata (fentes branchiales), von denen sich alle definitiven Spiracula der ausgebildeten Kieme ableiten (vgl. p. 882 fg.). Während bei Appendicularien, Salpen, Pyrosomen und Dolioliden nach Julin zeitlebens nur ein einziges Paar Protostigmata bestehen bleibt, oder sich doch wenigstens die zahlreicheren Spiracula der Pyrosomen und Dolioliden von einem solchen Paar ableiten, besass bereits die Stammform der Ascidien, die *Protoascidia*, zwei Paar Primärprotostigmata. Bei keiner jetzt lebenden Ascidie finden sich diese beiden Spaltenpaare noch unverändert und ungetheilt vor. Am nächsten steht der Stammform die *Archiascidia neapolitana* Julin, bei der jederseits nur 2 Spaltenreihen vorkommen. Jedes Protostigma ist in eine Spaltenreihe aufgelöst, aber eine weitere Vermehrung der Reihen ist noch nicht eingetreten. Julin bildet für diese einzige Species die besondere Familie der Archiascidiidae. Bei allen anderen Ascidien finden sich mindestens jederseits 3 Spaltenreihen, und bei manchen grossen Monascidien steigt die Reihenzahl auf viele Hunderte. Nichtsdestoweniger

stammen alle Spiracula immer nur von 2 oder 3 Paaren Primärprotostigmata ab, und dadurch ergiebt sich als die einzig natürliche Eintheilung der Ascidien die in 2 Gruppen oder Ordnungen (Julin). In der ersten Gruppe sind alle die Formen zu vereinigen, deren Kiemensäcke nur 2 Paar Protostigmata entwickeln (*Archiascidia, Clavelina, Perophora, Distaplia*). In der zweiten Gruppe bilden sich 3 Paar Protostigmata (alle Monascidien). Da die Entwickelung des Kiemenkorbes und namentlich der Kiemenspalten erst bei sehr wenigen Species genauer untersucht worden ist, begegnet die Einordnung der Ascidien in diese beiden Gruppen grossen Schwierigkeiten und ist zum Theil auch noch völlig unsicher. Das gilt ganz besonders für die meisten Synascidien. Indessen glaubt Julin, dass alle Aplousobranchiata Lahille's (nach Ausschluss der Pyrosomen und Dolioliden) und überdies die oben genannten Socialen, wahrscheinlich also die beiden ersten Unterordnungen (Socialia und Merosomata) Sluiter's, zur ersten Gruppe mit nur 2 ursprünglichen Protostigma-Paaren gehören dürften. Unsicher ist die Stellung der Botryllidae und Polystyelidae, bei denen bislang nicht festgestellt ist, wieviel selbstständige Protostigmata embryonal auftreten. Die Uebereinstimmung im Bau des ausgebildeten Kiemensackes mit gewissen Monascidien deutet auf 3 Paar Primärspalten hin.

Ich verkenne nicht, dass die von Julin hervorgehobenen Gesichtspunkte alle Beachtung verdienen; indessen halte ich es nicht für richtig, die systematische Eintheilung der Ascidien darnach vorzunehmen, ob in der Embryonalentwickelung 2 oder 3 primäre Protostigmata im Kiemendarm auftreten. Ganz abgesehen davon, dass wir, wie schon oben betont wurde, die Entwickelung der Kieme erst bei sehr wenigen Formen kennen und über die Vorgänge in zahlreichen Familien völlig im Ungewissen sind, scheint es mir durchaus nicht über jeden Zweifel erhaben zu sein, dass die im Embryo in der Zwei- oder Dreizahl jederseits hintereinander auftretenden Protostigmata nur auf ebensoviele Spalten (fentes branchiales) der Stammform hinweisen. Dazu kommt ferner, dass, wie in einem früheren Abschnitt nachgewiesen wurde (p. 869 fg.), bei vielen Ascidien die Zahl der selbständig auftretenden Durchbrechungen eine viel grössere ist und wahre Protostigmata überhaupt nicht vorkommen. Die systematische Einordnung dieser Formen in ein System, das nach Julin-'schem Princip aufgestellt worden ist, würde kaum durchführbar sein. —

Ungefähr gleichzeitig mit Julin, aber von diesem vollständig unabhängig, hat auch **Damas** (1904) versucht, die Systematik nicht nur der Ascidien, sondern der Tunicaten überhaupt auf Verschiedenheiten in der Entwickelungsweise des Kiemendarms, und zwar im Besonderen der Kiemenspalten, zu gründen. Wenn auch beide Forscher ihre Untersuchungen merkwürdigerweise grösstentheils an denselben Objecten angestellt haben (*Clavelina, Distaplia, Perophora*) und in vielen Punkten übereinstimmen, bestehen andererseits doch auch Controversen, auf die hier hingewiesen werden muss. Für Damas erscheint in erster Linie

massgebend die Zahl der Protostigmata. Während aber Julin von den primären Spalten ausgeht, zählt Damas die secundären Protostigmata (vgl. p. 883), was vielleicht in Rücksicht darauf zweckmässiger sein möchte, dass vielfach Spalten, die durchaus wie secundäre Protostigmata aussehen, nicht durch Theilung einer ursprünglichen Primärspalte entstehen, sondern sich als völlig selbstständige Perforationen bilden.

Erhebt man die Zahl der Protostigmata zum obersten Eintheilungsprincip im gesammten Tunicatenstamm, so kann man mit Damas, unter der Voraussetzung, dass sich die Entwickelung der Kieme wirklich überall so vollzieht, wie angenommen wurde, 5 Tunicatengruppen unterscheiden. Allerdings glaube ich nicht, dass diese 5 Gruppen durchweg den wahren, natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen entsprechen, denn wie schon im Systeme Lahille's (vgl. oben p. 1059) werden auch hier Pyrosomen und Dolioliden mit gewissen Ascidien zusammengestellt und zu einer Gruppe verbunden. Damas unterscheidet die folgenden 5 Gruppen:

1. Polyprostigmata (Pyrosomidae, Doliolidae, *Culeolus* und *Boltenia*, Cynthiidae, Botryllidae, Polystyelidae). Die Protostigmata bilden sich nach und nach von vorn nach hinten zu als selbstständige Perforationen, und zwar, wie es scheint, in unbeschränkter Anzahl. Sie bleiben entweder als umfangreiche Querschlitze bestehen (z. B. *Pyrosoma, Culeolus* und *Fungulus)*, oder lösen sich in eine Spaltenreihe in verschiedener Weise auf (Cynthideen, *Boltenia*, Botrylliden und Polystyeliden). Dass jede Kiemenspalte des *Pyrosoma* einem Protostigma der Ascidien im Sinne Damas' entspricht, habe ich schon vor vielen Jahren erwiesen, während erst ganz kürzlich Julin (1904) den meines Erachtens missglückten Versuch unternommen hat (vgl. oben, p. 1065), die Pyrosomakieme als eine einzige Spaltenreihe darzustellen. Auch in Bezug auf die Stellung der Cynthiidae resp. Stvelidae weichen Julin und Damas weit voneinander ab, und zwar deshalb, weil ihre Beobachtungen über die Entwickelung der Kieme der *Styelopsis grossularia* zu ganz verschiedenen Ergebnissen geführt haben. Julin fand bei dieser Ascidie nur 3 Paar selbstständig auftretende Perforationen (primäre Protostigmata), die sich wahrscheinlich in sechs secundäre Protostigmata jederseits zerlegen. Dann aber entstehen noch sechs oder mehr folgende überzählige Protostigmata (protostigmates surnuméraires) am hinteren Kiemendarmende; sie entstehen nach Julin nicht, wie Damas behauptet, als unabhängige und selbstständige Durchbrechungen, sondern immer nur durch Abschnürung von der hinteren Wand des nächstvorhergehenden Protostigmas.

2. Hexaprostigmata (Molgulidae, Corellidae, Corellascidiidae, Cionidae). Ueberall entstehen jederseits sechs secundäre Protostigmata durch Theilung von drei primären. Aber diese Theilung vollzieht sich nach zwei verschiedenen Weisen. Bei den Molguliden sind alle drei hufeisenförmigen Primärprotostigmata in gleichem Sinne angeordnet und so gekrümmt, dass die drei sich neu abspaltenden Secundärprotostigmata stets hinter jede zuerst auftretende Primärspalte zu

liegen kommen. Die drei Primärprotostigmata liegen also dort, wo später das erste, dritte und fünfte secundäre Protostigma liegt. Bei *Ciona*, *Ascidia* und *Corella* ist aber der Bogen des zweiten Primärstigmas dem ersten gegenüber spiegelbildlich orientirt, und daher entspricht die Lage dieser drei ersten Perforationen der späteren des ersten, vierten und fünften Secundärprotostigmas (vgl. die Tabelle auf p. 887). Die Auflösung der sechs Paar Protostigmata in Spaltenreihen vollzieht sich wieder bei Cionidae, Ascidiidae und Corellidae in dreierlei verschiedenen Weisen und auch anders als bei den Molguliden, so dass innerhalb der Gruppe der Hexaprostigmata mindestens vier verschiedene Typen der Spaltenbildung zu unterscheiden sind, die ebensovielen Gruppen im System entsprechen.

3. Tetraprostigmata (Perophoridae). Obwohl bei *Perophora* nur zwei Paar primäre Perforationen auftreten, deren Lage der ersten und vierten Spaltenreihe des ausgebildeten Thieres entspricht, rechnet Damas doch diese Ascidie nicht der folgenden Gruppe zu, sondern bildet für sie die besondere Abtheilung der Tetraprostigmata. Die Gründe für dieses Vorgehen scheinen mir nicht überzeugend. Nach vollzogener Zweitheilung jeder Spalte sind vier Spaltenpaare gebildet, und nachdem bestimmte Lageveränderungen eingetreten sind, findet man jederseits die vier Spalten an den Stellen, an welchen später die vier ausgebildeten Spaltenreihen liegen. Nach einer weiteren Theilung der ersten und vierten Spalte sind sechs Spaltenpaare entstanden, aber infolge nachträglicher Verschiebung der neu entstandenen Perforationen nach der Mitte zu liegen bald in der ersten und vierten Reihe nur je eine Spalte, in der zweiten und dritten Reihe aber je zwei. Die beiden Mittelreihen bauen sich also nach und nach von der ersten und vierten Reihe aus auf. Alle folgenden Spiracula in jeder Reihe entstehen durch Theilungen dieser zunächst vorhandenen.

4. Diprostigmata (Clavelinidae — *Clavelina, Distaplia* — Diplosomidae, Polyclinidae, Didemnidae). Jederseits entstehen zwei Protostigmata, die sich in eine wechselnde Zahl Kiemenspaltenreihen auflösen können. Allerdings ist sowohl bei *Clavelina*, als auch bei *Distaplia* nachgewiesen, dass von diesen primären Perforationen nur wenige definitive Stigmata direct durch Theilung entstanden sind, weitaus die meisten dagegen als neue, selbstständige Durchbrechungen sich bilden.

5. Monoprostigmata (Appendicularien, Salpen). Jederseits bleibt nur ein Protostigma zeitlebens ungetheilt bestehen. Die hierher gehörigen Formen stehen der Stammform aller Tunicaten am nächsten und finden im System der Ascidien keinen Platz.

Einen völlig abweichenden Standpunkt nimmt **Perrier** (1898) bei der Beurtheilung der Systematik der Ascidien ein. Er geht von der irrthümlichen Ansicht aus, dass die am complicirtesten gebauten Ascidien als die ursprünglichsten Tunicaten anzusehen seien, die der Stammform am nächsten ständen. Als eine solche Stammform betrachtet er einen

amphioxusähnlichen Organismus, der sich mit seinem Hinterende festgeheftet hätte. Die Appendicularien hält er für ganz abweichend gebaute Formen, die keine ursprünglichen Verhältnisse mehr aufweisen und sich in keiner Weise auf die Stammform der Tunicaten beziehen lassen. Die Ascidien sondert Perrier in drei Gruppen, für die er neue Namen wählt:

I. Pleurogona. Sie enthalten die ursprünglichsten, aber keineswegs am einfachsten gebauten Ascidien. Hierher gehören die Cynthien und Boltenien, die Molgulidae, Styelidae und Botryllidae. Die Geschlechtsorgane liegen wandständig. Wo sich Knospen entwickeln, betheiligt sich an deren Bildung die Peribranchialwandung.

II. Hemi- oder Enterogona. Sie umfassen die Ascidiidae, Cionidae, Distomidae, Clavelinidae. Die Geschlechtsorgane liegen in der Darmschlinge. Die Knospen entstehen, wo sie überhaupt auftreten, im Zusammenhang mit dem Epicardium.

III. Hypogona. Sie sind die am einfachsten gebauten Ascidien und daher wahrscheinlich die phylogenetisch jüngsten Formen. Ueberall tritt Knospung, und zwar sehr früh auf. Hierher gehören die Polyclinidae und Didemnidae.

2. Specielle Darstellung des Systems bis auf die Gattungen herab.

Bei der Aufstellung eines natürlichen Systems begegnen uns die ersten Schwierigkeiten bei der Zusammenfassung der Species zu Gattungen und bei der Abgrenzung der verschiedenen Gattungen gegeneinander. Indessen sind diese Schwierigkeiten bei den Ascidien kaum erheblich grösser als in anderen Thierclassen, sobald man sich einmal damit vertraut gemacht hat, dass die äussere Körperform der Ascidien innerhalb einer Gattung, wie es ja auch innerhalb einer Species der Fall sein kann, sehr weiten Schwankungen unterliegt. Immerhin wird man aber im Folgenden eine ganze Reihe von Gattungen angeführt finden, deren Existenz von den einen Forschern behauptet, von den anderen bezweifelt wird.

Von principiell grösserer Bedeutung sind die Schwierigkeiten, die auftreten, wenn man darangeht, die Gattungen zu Familien zu gruppiren. Ueber die zweckmässigste Eintheilung und Abgrenzung der Familien und Subfamilien wird wohl niemals eine völlige Uebereinstimmung zu erzielen sein, aber eine besondere Bedeutung wird dem Unterschied kaum beigemessen werden können, ob eine bestimmte Gruppe als Familie oder nur als Subfamilie angeführt ist. Bedeutungsvoller ist es, wenn eine bestimmte Gattung, deren Organisation klar erkannt ist, von den einen in diese, von den andern in jene Familie gestellt wird, weil die Diagnosen der Familien nicht hinreichend scharf gegeben sind. Im Verlaufe der folgenden Darstellung findet sich bei mehreren Gattungen die Be-

merkung, dass ihre systematische Einordnung zweifelhaft ist oder verschieden beurtheilt wird. Das gilt z. B. von *Tylobranchion*, das Herdman zu den Polyclinidae, Lahille zu den Cionidae stellt, von *Rhodosoma*, das die einen zu den Cionidae, die anderen zu den Corellidae zählen.

Die grössten Schwierigkeiten aber bietet die Zusammenfassung der verschiedenen Familien zu grösseren Gruppen, seien sie Ordnungen oder Unterordnungen genannt. Das früher ziemlich allgemein geübte Verfahren, die Eintheilung vorzunehmen auf Grund des Vorhandenseins oder Fehlens der Knospung und auf Grund von gewissen Verschiedenheiten der Stockformen ist jetzt längst aufgegeben worden. Es hat sich nunmehr gezeigt, dass die Knospung nicht nur einmal, sondern mehrmals selbstständig und unabhängig im Laufe der phylogenetischen Entwickelung der Ascidien aufgetreten ist, und dass es daher unstatthaft ist, einerseits alle Knospen bildenden Formen als Synascidien beziehungsweise als Ascidia socialia zusammenzufassen und diesen alle lediglich geschlechtlich sich fortpflanzenden Arten als Monascidia entgegenzustellen. Ein solches Eintheilungsprincip hat vielleicht noch seine volle Berechtigung bei der Abgrenzung von Familien, obwohl neuerdings von bemerkenswerther Seite (Hartmeyer, Michaelsen) in ein und derselben Familie zusammengesetzte und einfache Ascidien vereinigt wurden (Styelidae). Immerhin wird man aber danach trachten müssen, eine solche Vereinigung nach Möglichkeit zu vermeiden. Bei der Schaffung von Familien lässt sich das auch meiner Meinung nach ganz gut durchführen, bei der Aufstellung von höheren Gruppen aber nicht, denn in mehreren verschiedenen Ordnungen ist die Knospenvermehrung selbstständig und unabhängig zur Ausbildung gelangt. So ist z. B. die palleale Knospung der Polystyelidae und Botryllidae in diesen von den übrigen Synascidien ganz entfernt stehenden Gruppen spontan aufgetreten, und ein Aehnliches gilt vielleicht von der *Perophora*-Knospung. Die anderen Knospungsweisen lassen sich zwar ebenfalls nicht als Modification eines gemeinsamen, ursprünglichen Knospungsvorganges erkennen, aber die Gruppen, bei denen sie vorkommen, sind doch zweifellos einander näher verwandt, so dass ihre Zusammenfassung zu einer Ordnung geboten erscheint, auch wenn in dieser die Knospenfortpflanzung sich mehrmals herausgebildet hat.

Es ist bisher nicht geglückt, die Familien der Ascidien in natürliche und scharf voneinander abgegrenzte Ordnungen oder Unterordnungen unterzubringen, und die Aussichten, dass dies demnächst geschehen könnte, scheinen so gering, dass neuerdings manche Forscher (Hartmeyer) sich damit begnügt haben, in der systematischen Uebersicht der Ascidien einfach die Familien aneinanderzureihen und eine Zusammenfassung dieser in höhere Gruppen nicht mehr zu versuchen. Zweifellos umgeht man damit eine bedeutende Schwierigkeit, die die Systematik der Ascidien darbietet, aber andererseits macht sich doch der

Mangel von Gruppen höherer Ordnung recht deutlich bemerkbar, wenn jeder gemeinsame Name für eine Mehrheit von Familien fehlt. Ich werde daher dem Vorgang Hartmeyer's hier nicht folgen und die 17 Familien, die im Folgenden unterschieden werden, in vier Ordnungen bringen. Bei der Feststellung dieser höheren Gruppen greife ich auf ältere Systeme zurück, die nur einen viel geringeren Formenreichthum kannten und viel mannigfachere Gattungen unter einem gemeinsamen Familiennamen zusammenfassten, als es jetzt der Fall ist. Vielfach kommt jenen alten Ascidienfamilien jetzt etwa der Werth von Ordnungen zu: doch sind diese durch eine Besonderheit ausgezeichnet. Es scheint nämlich, dass manche Ordnungen einen polyphyletischen Ursprung genommen haben: jedenfalls lassen sich die ihnen zugehörigen Gattungen nicht in einer Reihe immer vollkommener organisirter Formen anordnen, und manche ähnliche Eigenthümlichkeiten haben sich selbstständig und unabhängig voneinander in den verschiedenen Ordnungen ausgebildet.

In jeder Ordnung kann man von ziemlich einfach organisirten Formen ausgehen, die sich nach verschiedenen Richtungen hin weiter entwickelten. Zum Theil führte die phylogenetische Entwickelung zur Schaffung grosser und complicirt gebauter solitärer Ascidien, nach einer anderen Richtung hin bildeten sich durch das Auftreten der Knospenfortpflanzung Ascidienstöcke aus, deren Zooide im allgemeinen einen nur wenig hoch entwickelten Bau aufweisen, zum Theil sogar Rückbildungen gewisser Organe erkennen lassen. In einer Ordnung (Aspiraculata), die freilich nur eine Species enthält, haben wir es allerdings nicht mit einer nach vielen Richtungen hin erfolgten phylogenetischen Umbildung zu schaffen, sondern die Umbildung einer vielleicht zu den Molguliden gehörenden Vorfahrenform hat einen so eigenartigen Weg eingeschlagen, dass gewisse typische Eigenthümlichkeiten des Tunicatenstammes bei der ausgebildeten Form vollständig verwischt werden konnten.

Aus der folgenden tabellarischen Uebersicht ergiebt sich leicht das System der Ascidien, das weiter unten bei der Besprechung der Gattungen eingehalten ist:

Ordnungen.	Familien.	Subfamilien.
I. Diktyobranchia.	1. Cionidae.	1. Cioninae.
		2. Rhodosominae.
	2. Perophoridae.	
	3. Ascidiidae.	
	4. Corellidae.	
	5. Corellascidiidae.	
	6. Hypobythiidae.	
II. Ptychobranchia.	1. Styelidae.	1. Styelinae.
		2. Pelonaiinae.
	2. Botryllidae.	
	3. Polystyelidae.	
	4. Cynthiidae.	1. Cynthiinae.
		2. Bolteniinae.
	5. Molgulidae.	

Ordnungen.	Familien.	Subfamilien.
III. Aspiraculata.	1. Hexacrobilidae.	
IV. Krikobranchia.	1. Clavelinidae.	1. Clavelininae. 2. Diazoninae.
	2. Distomidae.	
	3. Coelocormidae.	
	4. Didemnidae.	
	5. Polyclinidae.	1. Polyclininae. 2. Pharyngodictyoninae. 3. Euherdmaninae.

*I. Ordnung: Diktyobranchia.**)

Als die 1. Ordnung bezeichne ich eine Gruppe, die von mehreren älteren Autoren bereits als eine natürliche und ziemlich scharf abgegrenzte betrachtet wurde. Zumeist wurde ihr nur der Werth einer Familie zuerkannt, und auch Herdman hat fast alle in dieser Ordnung angeführte Arten als Familie Ascidiidae (p. 1057) zusammengefasst. Er hat diese Familie in 4 Subfamilien getheilt, und diese erscheinen hier als ebensoviele selbstständige Familien: Cionidae, Ascidiidae, Corellidae und Hypobythiidae. Einige damals noch gar nicht oder nur ungenügend bekannte Arten sind hier als eine weitere fünfte Familie (Corellascidiidae) in die 1. Ordnung gestellt worden, und ferner hat hier auch ihren Platz gefunden die Familie Perophoridae, die Herdman als Gattung wohl kannte, die er aber nicht zu seinen Ascidiidae stellte, sondern an einer ganz anderen Stelle im System unterbrachte. Die Einordnung der Perophoridae bedingt einen wichtigen Unterschied der Ordnung Diktyobranchia gegenüber der Herdman'schen Familie Ascidiidae.

Ein gemeinsames anatomisches Merkmal, das alle Species und Gattungen dieser Ordnung kennzeichnen und von allen anderen Ordnungen scharf unterscheiden möchte, lässt sich nicht feststellen, und es kommt hier, wie auch in manchen anderen grossen Gruppen, auf die Summe der Merkmale an, auf die Art und Weise, wie die verschiedenen Eigenschaften combinirt sind. Eine scharfe Sonderung des Körpers in Thorax und Abdomen kommt nie zur Entwickelung, wenngleich auch zuweilen der Körper deutlich gestielt erscheinen kann und manchmal die Eingeweide zum grossen Theil hinter den Kiemendarm (*Ciona*) rücken können. Im Kiemendarm fehlen die regelmässigen Längsfaltungen der Gesammtwandungen, die viele, aber nicht alle Gattungen der folgenden, zweiten Ordnung auszeichnen. Innere Längs- und Quergefässe hatte schon die Stammform besessen: im weiteren Verlaufe der Entwickelung treten bald die einen, bald die anderen stärker hervor. Nur in einer Familie (Hypobythiidae) erfuhr der Verlauf der inneren Gefässe an allen Stellen eine so bedeutende Störung, dass ein sehr eigenthümliches Gitter-

*) διάτρητος, gitterförmig.

werk entstand, in dem deutliche innere Quer- und Längsgefässe nirgend mehr zu unterscheiden sind.

Nur in einer Gruppe scheint einmal Knospenfortpflanzung aufgetreten zu sein, bei Formen, die noch einen ziemlich einfachen Bau bewahrt hatten (Perophoridae). Diese stockbildenden Ascidien stellen nur einen kleinen Seitenzweig im phylogenetischen Entwickelungsgang der Ordnung dar und haben weiterhin keine wesentlichen Umbildungen mehr erfahren. Complicirter organisirte Formen treten nur unter den ausschliesslich geschlechtlich sich fortpflanzenden Ascidien auf, und unter diesen erscheint zuweilen der Kiemenbau sehr verwickelt.

1. Familie. Cionidae, Lahille, 1887.

Eine besondere Gruppe der Cionen ist schon seit längerer Zeit allgemein anerkannt, aber über den Umfang und die Bedeutung dieser Gruppe gehen die Ansichten weit auseinander. Lahille, Sluiter und andere sprechen ihr den Werth einer Familie zu. Während aber Lahille (1890) die Familie Cionidae in ziemlich weitem Sinne fasst und ausser *Ciona* noch die Gattungen *Tylobranchion*, *Ecteinascidia*, *Diazona* und *Rhopalona* in sie hineinstellt, enthalten die Cioniden bei Sluiter (1904) nur zwei Gattungen, nämlich *Ciona* und *Rhodosoma*, und bei Hartmeyer (1903) sogar nur die einzige Gattung *Ciona*, da dieser Forscher die Gattung *Rhodosoma*, wie es Lahille thut, zu den Corellidae stellt. Andererseits kennt Herdman, wie vor ihm schon Roule (1884), nur eine Subfamilie der Cioninae, die aber genau den gleichen Umfang hat, wie die Familie Cionidae bei Sluiter.

Ich kann der Auffassung Lahille's nicht folgen und eine Familie der Cionidae in jenem weiten Umfang nicht anerkennen. Insbesondere sehe ich keinen hinreichenden Grund, hier in einer Gruppe stockbildende und einfache, niemals knospende Ascidien zusammenzufassen. Die Uebereinstimmungen im Bau der *Ciona* einerseits und *Tylobranchion* oder *Ecteinascidia* oder *Diazona* andererseits scheinen mir so gross nicht zu sein, dass sie die Aufstellung einer gemeinsamen Familie für gerechtfertigt erscheinen liessen. Verwandtschaftliche Beziehungen dürften allerdings zwischen *Ciona* und *Rhopalaea* bestehen, und es liesse sich auch rechtfertigen, wenn man diese letztere Gattung zu den Cioniden stellte, denen sie darin gleicht, dass der Darm hinter der Kieme gelegen ist, und dass eine Knospenfortpflanzung wahrscheinlich nicht vorkommt. Jedenfalls vermittelt die *Rhopalaea* den Zusammenhang zwischen Cionidae und Clavelinidae, resp. sogenannten socialen Ascidien. Wenn ich die *Rhopalaea* nicht hier, sondern an anderer Stelle behandele, so geschieht es besonders aus dem Grunde, um in diesem Werke von den gebräuchlichsten Ascidiensystemen nicht allzusehr abzuweichen und dem Leser die Uebersicht und das Nachschlagen nicht zu erschweren, solange wenigstens ein Register noch fehlt.

Ausser *Ciona* rechne ich in die Familie der Cionidae die Gattung *Rhodosoma*. Ich folge hierin dem Vorgehen Herdman's, obwohl ich die Verwandtschaft zwischen diesen beiden Gattungen für weniger innig halte als dieser; aber ich glaube allerdings, dass die eigenartigen Verhältnisse bei *Rhodosoma* sich erst verhältnissmässig spät entwickelt haben, von einer Vorfahrenform aus, die der *Ciona* nicht sehr unähnlich war. Die Entwickelungsreihe ist jetzt nicht mehr vollständig erhalten, und *Ciona* und *Rhodosoma* zeigen in ihrem fertigen Bau so bedeutende Unterschiede, dass es am zweckmässigsten erscheint, beide als Vertreter von zwei besonderen Subfamilien im System anzuführen.

Die gemeinsame Familiendiagnose der Cionidae würde sich dann etwa in folgender Weise geben lassen:

Körper mehr oder minder cylindrisch, zuweilen, als individuelle Variation, gestielt, gewöhnlich am Hinterende festsitzend.

Cellulosemantel meist gelatinös und nur mässig dick, bei *Rhodosoma* knorpelig, und zu einem gedeckelten Apparat umgeformt.

Beide Körperöffnungen gelappt.

Mundtentakel einfach, fadenförmig.

Kiemendarm meist mit wohlentwickelten inneren Längsgefässen, mit oder ohne Papillenbesatz. Kiemenspalten in der Regel längsgestreckt.

Dorsalfalte mit Rückenzapfen versehen.

Verdauungstractus hinter oder rechts neben dem Kiemendarm gelegen.

Geschlechtsorgane in unmittelbarer Nachbarschaft des Darmes gelagert.

Zu unterscheiden sind folgende 2 Subfamilien, die sich äusserlich in folgender Weise kennzeichnen:

Cellulosemantel überzieht gleichartig und continuirlich die ganze Körperoberfläche . . . . . 1. Subfam. Cioninae.
Cellulosemantel in Abschnitte getheilt, die gegeneinander articuliren . . . . . 2. Subfam. Rhodosominae.

1. Subfamilie. Cioninae, Roule, 1884. (Savigny, 1816.)

Die Unterfamilie der Cioninae fällt zusammen mit der Gattung *Ciona*. Zwar hat Roule (1886) noch eine zweite, der *Ciona* nahestehende Gattung als *Pleurociona* unterscheiden, aber es scheint, dass die angebliche *Pleurociona Edwardsi* nicht einmal eine besondere neue Species, sondern durchaus identisch ist mit der altbekannten *Ciona intestinalis*. Roule hatte bereits 1884 die Gattung *Ciona* als „Tribu des Cionidées" allen andern Ascidiiden gegenübergestellt, namentlich auf Grund der geringeren Ausdehnung des Kiemendarms nach hinten hin. Herz, Geschlechtsorgane und ein grosser Theil des Verdauungstractus liegen daher hinter der Kieme und nicht neben ihr, zum Theil in einem besonders umgrenzten Abschnitt der primären Leibeshöhle.

Roule's Gruppe, die den Werth einer Subfamilie hat, deckt sich genau mit einem Theil des umfangreichen alten Genus *Phallusia*, und zwar mit Savigny's dritter Tribus dieser Gattung, die er als Phallusia Cionae bezeichnet hat.

Die Subfamilie Cioninae liesse sich etwa in folgender Weise definiren:

Körper cylindrisch gestielt oder ungestielt, am Hinterende festgeheftet.

Cellulosemantel gelatinös, nur höchstens am Hinterende ansehnlich dick.

Ingestionsöffnung mit 8, Egestionsöffnung mit 6 Lappen.

Kiemendarm nicht bis an das hinterste Körperende reichend. Innere Längsgefässe stets vorhanden, mit oder ohne Papillen. Innere Quergefässe gewöhnlich vorhanden; parastigmatische Quergefässe vorhanden oder fehlend.

Verdauungstractus zum grössten Theil hinter der Kieme gelegen, ebenso Herz und Geschlechtsorgane.

Nur 1 Gattung, *Ciona*, mit Sicherheit unterschieden.

Gattung *Ciona*, Fleming, 1828. (Savigny, 1816.)

(Taf. XXXIII, Fig. 1 u. 2; Taf. XL, Fig. 6.)

Obwohl der Gattungsname *Ciona* erst von Fleming eingeführt wurde, ist doch bereits von Savigny die hierher gehörende Formengruppe scharf abgegrenzt worden. Bei dem weiten Umfang des Gattungsbegriffes zur damaligen Zeit erschien das gegenwärtige Genus *Ciona* nur als eine besondere Gruppe von Species innerhalb des weiten Genus *Phallusia*. Es stimmt vollständig überein mit Savigny's dritter Tribus „Phallusiae Cionae", die in folgender Weise charakterisirt wird: „Sac branchial droit, plus court que la tunique, et dépassé par les viscères de l'abdomen." Savigny rechnet zwei Formen in diese Gruppe: die *Ph. intestinalis* und *Ph. canina*, denen man jetzt allerdings zumeist nur den Werth von Varietäten beimisst.

Ob die Gattungsbezeichnung *Ciona* gerechtfertigt ist, kann zweifelhaft erscheinen. Bohadsch (1761) führt die *Ciona intestinalis* als *Tethyum fasciculatum* (*membranaceum*) an. Unter demselben Gattungsnamen *Tethyum* beschreibt er auch einige andere Monascidien, die jetzt als *Cynthia* oder *Halocynthia* (*C. papillata*) und *Ascidia* (*A. gelatinosum* L., die möglicherweise mit der *Ascidia mentula* Müll. identisch ist) bekannt sind.

Der alte Gattungsname *Tethyum* wurde später wieder eingezogen, und im Jahre 1767 stellte Linné die jetzt als *Ciona* bekannte Form in die Gattung *Ascidia*, unter welchem Namen er alle ihm bekannten Monascidien vereinigte. Nachdem es sich gezeigt hatte, dass die von Linné als *Ascidia* bezeichneten Arten unmöglich alle in einer Gattung vereinigt bleiben können, wurde auch die *Ascidia intestinalis* als eine besondere Gattung abgetrennt. Dieser gab Fleming den Namen *Ciona*, den bereits

Savigny in etwas anderem Sinne verwerthet hatte. Den jetzt zumeist gebräuchlichen Nomenclaturregeln zufolge hätte statt des Namens *Ciona* besser die ältere Gattungsbezeichnung *Tethyum* wieder angewendet werden sollen; es wäre aber höchst unzweckmässig, jetzt auf die alte Bezeichnung von Bohadsch zurückzugreifen für eine Form, die seit 80 Jahren allgemein unter einem andern Namen bekannt ist.

Körper cylindrisch langgestreckt, ca. 3—5 mal so lang als breit, zuweilen deutlich gestielt (*C. intestinalis var. longissima* Hart.). Festheftung entweder durch Fortsätze des Cellulosemantels am hintersten Körperende (*C. intestinalis*), oder ohne Fortsätze mit glatterer Fläche weiter vorn, der Körpermitte nahe (*C. Savignyi*). Ingestions- und Egestionsöffnung an der Spitze mehr oder minder längsgestreckter Siphonen, nebeneinander am vordersten Körperende gelegen. 8 Mund-, 6 Egestions-Lobi; Mundtentakel stets einfach fadenförmig. Cellulosemantel weich und biegsam, ohne Hohlzellen; dünn, nur am hintersten Ende zuweilen stärker verdickt. Ganglion und Subneuraldrüse dicht hinter dem Flimmerbogen, der Basis beider Siphonen nahe. Kiemendarm nicht bis in das hinterste Körperende reichend; niemals ausgeprägte Gesammtlängsfaltungen der Kieme, doch zuweilen unregelmässige, kleine buckelförmige Erhebungen und tellerförmige Vertiefungen. Kiemenspalten längsgestreckt; innere Längsgefässe Seitenzapfen (Papillen) tragend, oder ohne Papillen. Parastigmatische Quergefässe vorhanden oder fehlend. Dorsallamina mit langen Rückenzapfen. Verdauungstractus zum grössten Theil hinter dem Kiemendarm gelegen, ebenso Herz und Geschlechtsorgane. Ovarium unpaar innerhalb der Darmschlinge; Hoden am Instestinum, aus zahlreichen dicht gedrängten Schläuchen zusammengesetzt. Oviduct und Vas deferens begleiten den Enddarm und münden vor dem After in die Cloake. Musculatur rechts und links gleichmässig entwickelt, namentlich Längsmuskelzüge kräftig ausgebildet. Als Niere sind orangefarbene Mesenchymzellhaufen am Vas deferens gedeutet worden, obwohl Concretionen in ihnen sich nicht haben nachweisen lassen. Im hintersten Körperabschnitt liegt die Perivisceralhöhle, die von besonderen epithelialen Wandungen begrenzt und durch Ausstülpungen vom Kiemendarm aus enstanden ist. Sie gilt den Epicardialhöhlen homolog.

Nur wenige Species sicher bekannt, von denen manche (*C. intestinalis*) eine sehr erhebliche Variabilität zeigen, so dass mehrere, ziemlich scharf abgegrenzte Varietäten unterschieden werden können. Die Gattung ist kosmopolitisch: vorwiegend findet sie sich in den gemässigten Zonen, fehlt aber weder im hohen Norden und südlich von Südamerika, noch auch in der tropischen Region des indischen Oceans Lebt vorwiegend im seichteren Wasser, findet sich aber auch in Tiefen bis zu 300 m (z. B. *Ciona indica* im niederländisch-ostindischen Archipel 69—274 m).

2. Subfamilie. Rhodosominae.

Die einzige Gattung, die in die Subfamilie der Rhodosominae gehört, wird von mehreren Forschern an einer ganz anderen Stelle im Ascidiensystem untergebracht. Lahille, und Hartmeyer ist im hierin gefolgt, stellen *Rhodosoma* in die Familie der Corellidae, beziehungsweise in die Subfamilie Corellascidiinae. Obwohl gewisse Aehnlichkeiten mit dieser Gruppe bestehen, schliesse ich mich doch lieber Herdman und Sluiter an und stelle das *Rhodosoma* in die Nähe von *Ciona*, indem ich für beide Gattungen besondere Subfamilien bilde, resp. beibehalte. Die Unterschiede zwischen den beiden Unterfamilien sind namentlich bei äusserer Betrachtung sehr erheblich, wie sich aus der folgenden Diagnose der Gruppe ergiebt.

Körper cylindrisch oder unregelmässig.

Cellulosemantel ziemlich hart, knorpelig, keine einheitliche continuirliche Schicht bildend, sondern in gesonderte Abschnitte getheilt, die miteinander articuliren.

Ingestionsöffnung mit 7—8, Egestionsöffnung mit 6 Lappen.

Kiemendarm mit inneren Längsgefässen, die auf Papillen sitzen. Längsgefässe zuweilen rückgebildet und durchgegabelte Papillen vertreten.

Darmtractus rechts neben der Kieme gelegen.

Geschlechtsorgane beim Darmcanal gelagert.

Nur eine Gattung (*Rhodosoma*) bekannt.

Gattung *Rhodosoma*, Ehrenberg, 1828.
(Taf. XXXIII, Fig. 3.)

Das Genus *Rhodosoma* wurde 1828 von Ehrenberg für eine neue, aus dem rothen Meere stammende Form *(Rh. verecundum)* aufgestellt und kurz durch folgende Diagnose charakterisirt: „Quoad formam animalium novam attulimus Ascidias bivalvibus Molluscis externa etiam forma adnectentem, Ascidiam scilicet tunica cartilaginea bivalvi indutam (1828, p. 6). Eine ausführlichere Beschreibung einer offenbar sehr nahe verwandten Ascidie von der algerischen Küste gab später Lacaze-Duthiers (1865). Ohne von den älteren Darstellungen Kenntniss zu haben, glaubte er, dass seine Ascidie mindestens einem neuen Genus, vielleicht einer neuen Familie angehöre und nannte sie *Chevreulius callensis*. Hierher gehören ferner zwei von Stimpson (1855) unter dem Gattungsnamen *Schizascus (Sch. pellucidus* u. *Sch. papillosus)* beschriebene Formen aus dem chinesischen Meer und Macdonald's (1862) *Pera Huxleyi*, die später in *Peroides* umgenannt wurde, aus den Gewässern der tropischen Zone. Ob aber, wie Heller, Herdman und andere als erwiesen annehmen, alle diese Formen wirklich nur eine Gattung bilden, scheint mir bis zu einem gewissen Grade zweifelhaft zu sein. Auch die Identität der Art von Lacaze's *Chevreulius callensis* und Hellers *Rhod. callense* muss durch Nachuntersuchung der Originalexemplare noch geprüft werden, da die Angaben beider Autoren über den

Bau des Kiemendarmes in sehr bemerkenswerther Weise sich unterscheiden. (Vgl. Textfiguren 97 *A* u. *B*, p. 414). Während Lacaze nur quer verlaufende Flimmerreifen zwischen den Reihen der elliptischen oder kreisähnlichen Kiemenspalten kennt, findet Heller mit Papillen besetzte innere Längsgefässe und lange, schlitzförmige Kiemenspalten. Beständen in der That diese Verschiedenheiten, so könnte natürlich an der Identität der Formen nicht länger festgehalten werden. Die Gegensätze würden meines Erachtens vollkommen ausreichen, um die Aufstellung nicht nur verschiedener Species, sondern auch Gattungen zu rechtfertigen. Dann würde es sich um so zweckmässiger erweisen, diese von allen anderen Ascidien leicht und scharf zu unterscheidenden Gattungen von der *Ciona* weiter zu trennen und in einer besonderen Unterfamilie als Rhodosominae zusammenzufassen.

Das wichtigste, schon bei äusserer Betrachtung sofort auffallende Merkmal besteht in der Umbildung eines Theils des äusseren Cellulosemantels zu einem einer zweiklappigen Muschelschale ähnlichen Gebilde. Die Schalen stellen ziemlich harte, horn- oder knorpelartige Verdickungen des Cellulosemantels dar. Mit der hinteren, die den grössten Theil des Körpers umhüllt, ist das Thier festgewachsen: die vordere, kleinere liegt ihr wie ein Deckel auf und ist beweglich um ein vorn auf der rechten Körperseite horizontal *(Rh. callense)* verlaufendes Charnier, an welchem beide Schalen ineinander übergehen. Im weiten Umkreis um die Siphonen bleibt der Cellulosemantel weich und biegsam, so dass diese vorderste Körperregion zurückgezogen werden kann, wenn der Deckel über ihr sich schliesst. (Vgl. Taf. XXXIII, Fig. 3, Textfig. 38, p. 217.) Der Verschluss des Deckels erfolgt durch besonders umgestaltete, nahe beim Charnier sich inserirende Muskeln der Leibeswandung, die Oeffnung bei Längsstreckung des Thieres infolge der Elasticität der Leibeswandung nach Erschlaffung der Muskelcontraction. Nach Heller soll ein besonderer, an der Innenseite der Mitte des Deckels sich befestigender Muskel die Oeffnung der Schalen bewirken: es ist aber nicht einzusehen, wie das möglich sein könnte.

Ingestionsöffnung mit 7—8, Egestionsöffnung mit 6 Lobis und ebensovielen Ocellen. Zahlreiche fingerförmige Mundtentakel. Angaben über den Bau des Kiemenkorbes controvers (vgl. Textfig. 97 *A* u. *B*). Nach Hartmeyer finden sich auf zungenförmigen Zapfen oder Papillen innere Längsgefässe, die freilich stellenweise ziemlich weite Rückbildungen erfahren können, so dass dann nur noch verzweigte Papillen übrig bleiben. Dorsallamina mit Zapfen besetzt. Verdauungstractus rechts vom Kiemendarm gelegen, Magen innen längsgefaltet. Geschlechtsorgane unpaar, dem Magen und Intestinum anliegend. Ovarium aus ziemlich regelmässig verzweigten Läppchen zusammengesetzt; Hoden eine unregelmässig gelappte Masse bildend.

Sechs bis sieben Species beschrieben aus Mittelmeer, wärmeren und tropischen Zonen; einige davon allerdings ziemlich unsicher definirt.

2. Familie. Perophoridae, Giard, 1872.

Die Familie der Perophoridae wurde zuerst von Giard aufgestellt, und zwar für die beiden Gattungen *Perophora* und *Chondrostachys*. Drasche (1883) hat diese Familie aufrecht erhalten, aber auf die Gattung *Perophora* beschränkt, denn *Chondrostachys* und *Oxycorynia* hat er als eine neue Familie *Chondrostachydae* zusammengefasst. Die Uebereinstimmung zwischen den beiden Gattungen der Giard'schen Perophoridae bezieht sich in erster Linie auf die Stockform, denn diese entspricht durchaus typischen „socialen Ascidien", d. h. die einzelnen Zooide bleiben nahezu vollkommen gesondert und selbstständig und sind nur durch stoloartige Fortsätze oder einen gemeinsamen Stielabschnitt lose mit einander verbunden. In Bezug auf den anatomischen Bau der Einzelthiere bestehen aber sehr weitgehende Verschiedenheiten, die eine Zusammenfassung der beiden Gattungen in derselben Familie unmöglich erscheinen lassen. Bei *Perophora* ist der Gesammtkörper einheitlich, ungegliedert, bei *Chondrostachys* ist er in Thorax und Abdomen gesondert. Der Darmtractus liegt bei den ersteren Formen neben dem Kiemendarm, bei den letzteren im Abdomen, ganz hinter der Kieme. Es entspricht wohl den natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen, wenn zu den Perophoridae nur solche Formen gerechnet werden, die, wie *Perophora*, einen ungetheilten Körper besitzen und die Eingeweide neben dem Kiemendarm gelagert haben. Der Kiemendarm selbst unterscheidet sich dadurch von *Chondrostachys*, dass innere Längsgefässe entweder bereits wohl entwickelt sind, oder durch gegabelte innere Papillen angedeutet werden.

Während *Chondrostachys* von *Perophora* entfernt werden musste, sei es, dass es mit *Oxycorynia* in eine besondere Familie gestellt (Drasche), sei es, dass es zu den Distomidae gerechnet wurde (Herdman), sehen wir andererseits eine Anzahl anderer Gattungen bei den Perophoridae auftauchen. Es sind das neben *Perophora: Perophoropsis, Ecteinascidia, Sluiteria.*

Im Gegensatz zu Giard und Drasche haben Herdman und Lahille eine besondere Familie der Perophoridae nicht anerkannt, obwohl sie die Berechtigung aller Gattungen, die hier als den Perophoridae eigenthümlich angeführt werden, zugeben. Herdman führt die vier genannten Gattungen in der Familie der Clavelinidae auf, so dass diese Gruppe eine ganz andere und viel weitere Bedeutung erhält, als es hier der Fall ist. Lahille dagegen vertheilt die Gattungen der Perophoridae auf zwei ganz verschiedene Familien. Die Gattung *Ecteinascidia* stellt er zu den Cionidae; *Perophora, Perophoropsis, Sluiteria* dagegen in die Familie der Ascidiidae. Meines Erachtens wird dadurch eine natürliche Gruppe auseinander gerissen.

Die Familie der Perophoridae, in dem hier angeführten Sinne, lässt sich etwa durch die folgende Diagnose genügend scharf charakterisiren:

Colonie nach socialem Typus gebaut; Einzelthiere frei und nur durch feine Stolonen oder an der Basis verbunden.

Cellulosemantel dünn und durchsichtig, mässig hart oder ganz weich.

Zooide einheitlich, nicht in Thorax und Abdomen gesondert. Am Hinterende entspringt ein Stolo.

Körperöffnungen mit wechselnder Anzahl von Lappen oder ohne Lobi.

Mundtentakel einfach, in verschiedener Zahl und Grösse.

Kiemendarm sehr gross, bis an das Hinterende des Körpers reichend. Spalten länglichrund, in 4 bis über 1 Dutzend Querreihen angeordnet. Innere Längsgefässe wohlausgebildet oder durch gegabelte Papillen vertreten. Dorsalfalte mit Rückenzapfen.

Verdauungstractus links neben dem hinteren Kiemendarm gelegen; oft mit besonderem Nachmagen und rundlichem Mitteldarmabschnitt zwischen Magen und Intestinum.

Geschlechtsorgane in und neben der Darmschleife.

Knospung erfolgt an und aus dem Stolo.

Zooide fast immer ganz frei. Sociale Stöcke.	Keine vollständigen Längsgefässe, nur innere Papillen vorhanden.	4 Kiemenspaltenreihen; Ingestionsöffnung mit 6, Egestionsöffnung mit 4—6 Lobis .	*Perophora.*
	Innere Längsgefässe vorhanden.	15—16 Spaltenreihen. Ingestionsöffnung 12, Egestionsöffnung 6 Lappen . . .	*Perophoropsis.*
		Zahlreiche (ca. 18) Spaltenreihen. Körperöffnungen ohne deutliche Lappen . . , . .	*Ecteinascidia.*
		Zahlreiche Spaltenreihen. Beide Körperöffnungen m. 7 Lappen	*Sluiteria.*

1. Gattung. *Perophora,* (Lister, 1834.) Wiegmann, 1835.

(Taf. XXXVII, Fig. 9.)

Die Gattung *Perophora* wurde zuerst von Lister (1834) beschrieben, erhielt aber erst ein Jahr später (1835) von Wiegmann ihren Namen. Sie galt früher mit *Clavelina* als ein typischer Vertreter der „socialen Ascidien".

Colonie bis auf die Einzelthiere gespalten, traubenförmig. Cellulosemantel fast immer dünn und durchsichtig, jedes Zooecium selbstständig umhüllend und ebenso die Stolonen bedeckend, die die Einzelthiere miteinander verbinden. In manchen Fällen (*Perophora annectens* Ritter) sprossen die Zoöcien dicht nebeneinander, und die Celluloseschicht verdickt sich so bedeutend, dass sie die Basis aller Einzelthiere des Stockes und gelegentlich die ganzen Thiere umhüllt und dem Cormus ein krustenförmiges, synascidienähnliches Aussehen verleiht. Niemals kommt es aber zur Bildung von Systemen, sondern die Egestionsöffnungen aller Ascidiozooide des Stockes münden selbstständig und getrennt direct nach aussen. Zooide mit einheitlichem, nicht in Thorax und Abdomen gesondertem Körper. Stolofortsatz entspringt am ventralen Hinterende. Ingestionsöffnung gewöhnlich mit 6 Lobis, Egestionsöffnung (individuell verschieden) 4—6 lappig. Mundtentakel in wechselnder

Zahl, bis gegen 40, zuweilen nach der Grösse in 2 oder 3 Kränzen angeordnet. Kiemendarm sehr gross, bis an das Hinterende des Körpers reichend, in der Regel aber nur von 4 Spaltenreihen durchbrochen. Zwischen den Reihen ziemlich breite Quergefässe, die sich zuweilen (*Perophora annectens*) zu Horizontalmembranen (innere Quergefässe) einsenken. Aus den Quergefässen entspringen innere Papillen, die gegabelt sind und sich als innere Längsgefässe fortsetzen können. Dorsalfalte mit Rückenzapfen. Verdauungstractus links neben dem hinteren Kiemendarmabschnitt gelegen, nur der Oesophagus findet sich grösstentheils hinter der Kieme. Die Darmschlinge bildet eine einfach gebogene Schleife, doch schieben sich gewöhnlich zwischen Magen und Intestinum zwei besondere kleine Abschnitte ein. Geschlechtsorgane linksseitig, innerhalb der Darmschleife. Hoden traubenförmig, resp. aus mehreren Lappen bestehend, am Ende des bogenförmigen Vas deferens. Ovarium mit nur wenig zahlreichen reifen Eiern, die sich im Peribranchialraum zu geschwänzten Larven entwickeln.

Kaum $^1/_2$ Dutzend Species bekannt. Mittelmeer und nördlicher atlantischer Ocean; westliche nordamerikanische Küste, australisches Meer. Im seichteren Wasser.

2. Gattung. *Perophoropsis*, Lahille, 1887 (?).

Die Gattung *Perophoropsis* wurde von Lahille für eine *Perophora* nahe stehende Form aufgestellt, die sich von dieser durch bedeutendere Grösse, eine cylindrische Körpergestalt, zahlreichere Lappen, besonders an der Ingestionsöffnung, und Besonderheiten der Kieme unterscheidet. Die Einzelthiere scheinen nur in der Jugend durch Stolonen miteinander verbunden zu sein, im Alter schwinden meist die Verbindungen, und die Zooide erscheinen ganz isolirt. Sehr auffallend ist es, dass Lahille die Geschlechtsorgane nicht erwähnt. Es ist mir daher sehr fraglich, ob es sich überhaupt um eine ausgebildete Form einer neuen Gattung handelt, oder ob die *Perophoropsis* nicht vielleicht nur ein unausgebildetes Jugendstadium einer Ascidiide ist. In diesem Falle wäre das den Darm zum Theil überdeckende „Gefässnetz“ Lahille's die jugendliche Anlage der Zwitterdrüse, wie auch Herdman anzunehmen scheint.

Colonie vollständig in die Einzelthiere aufgelöst, diese nur in der Jugend durch Stolonen verbunden. Cellulosemantel membranartig dünn und durchsichtig, überzieht jedes Zooecium gesondert. Einzelthiere mässig lang, cylindrisch, mit einheitlichem, nicht in Thorax und Abdomen gegliedertem Körper. Ingestionsöffnung mit 12 Lappen; Egestionsöffnung mit 6, ziemlich weit nach hinten verschoben. Kiemendarm sehr gross, bis an das hintere Körperende reichend, von 15 oder 16 Reihen rundlicher Spalten durchsetzt. Innere Längsgefässe vorhanden; die Dorsallamelle wird nur durch eine Reihe Rückenzapfen gebildet, eine besondere, diese tragende mediane Längsfalte des

Kiemendarms soll fehlen. Verdauungstractus ganz *Pherophora* ähnlich. Zwischen Magen und Intestinum liegen ein besonderer Nachmagen und rundlicher Mitteldarm. Geschlechtsorgane ein den Darm bedeckendes Netzwerk (?).

Nur eine Species (*Perophoropsis Herdmani* Lahille) aus dem seichten Wasser des westlichen Mittelmeeres (Banyuls) bekannt.

3. Gattung. *Ecteinascidia*, Herdman, 1880.
(Taf. XXXVII, Fig. 7.)

Unter dem neuen Gattungsnamen *Ecteinascidia* beschrieb Herdman zuerst 3 vom Challenger erbeutete sociale Ascidien, denen er selbst sowie Sluiter später eine Anzahl neuer Arten hinzufügten. Es hat sich aber gezeigt, dass der Gattungsbegriff in diesem Umfange nicht haltbar ist, und es erfolgte eine Auflösung in die drei Gattungen *Rhopalopsis*, *Sluiteria* und *Ecteinascidia*.

Sociale, durch stoloniale Knospung Stöcke bildende Ascidien. Zooide durch wurzelförmige Stolonen verbunden, längsgestreckt, oft keulenförmig, am Hinterende zugespitzt, mit kurzem Stiel den Stolonen aufsitzend; niemals in Thorax und Abdomen gegliedert. Cellulosemantel membranartig dünn und glatt, ohne Mantelgefässe, oft glasartig durchsichtig. Körperöffnungen am vorderen Leibesende, ohne deutliche Lobi und ohne merklich emporragende Siphonen. Einfache Mundtentakel zuweilen zahlreich, bis 80 und mehr. Kiemenwandung glatt, ohne Undulationen; zahlreiche Spaltenreihen. Innere Längsgefässe ohne Papillen; Quergefässe alle gleichweit, ohne Flimmerreifen. Kiemenspalten längsgestreckt, in regelmässigen Querreihen angeordnet. Dorsallamina durch eine Reihe fingerförmiger Rückenzapfen gebildet, die durch eine median verlaufende Membran an ihren Wurzeln verbunden sein können. Verdauungstractus links vom Kiemendarm, zuweilen auch ein wenig hinter ihm. Herz rechts vom Magen gelegen, kurz. Geschlechtsorgane in der Darmschleife; Hodenfollikel umgeben das Ovarium.

Ungefähr 10 Species bekannt aus Mittelmeer und wärmeren Meeren (indisches, malayisches Meer, Bermudas, Westindien). Seichteres Wasser; doch zuweilen in bedeutendere Tiefe eindringend, ohne irgendwelche Veränderung zu zeigen (z. B. *Ecteinascidia diaphanis* Sluiter 9—564 m).

4. Gattung. *Sluiteria*, Ed. Van Beneden, 1887.

Sluiter hatte 1886 im malayischen Archipel an der Insel Billiton eine neue sociale Ascidie entdeckt und unter dem Namen *Ecteinascidia rubricollis* beschrieben. Dass diese Form aber dem Genus *Ecteinascidia* nicht zugezählt werden kann und am besten in einer besonderen Gattung untergebracht wird, ist von Van Beneden zuerst nachgewiesen worden. Van Beneden nannte diese neue Gattung *Sluiteria*.

Sociale Ascidie, die durch stoloniale Knospung perophoraähnliche Stöcke erzeugt. Zooide durch kurze Stiele den kriechenden Stolonen verbunden, eiförmig ohne Sonderung in Thorax und Abdomen. Cellulosemantel durchsichtig, von Gefässen durchsetzt, die in conischen, papillenartigen Mantelfortsätzen endigen. Körperöffnungen auf Siphonen mit 7 Lobis; Mund terminal, Egestionsöffnung dorsal, in ziemlich weiter Entfernung nach hinten. Tentakel einfach fadenförmig, in 2—3 Kreisen angeordnet. Kiemenwandung glatt, ohne Undulationen. Innere Längsgefässe mit rudimentären Papillen; Quergefässe alle gleichweit, ohne anhaftende Flimmerreifen. Kiemenspalten längsgestreckt, in deutlichen, zahlreichen Querreihen angeordnet. Dorsallamina balkenförmig, mit langen, den Quergefässen entsprechenden Randfortsätzen. Verdauungstractus links vom Kiemendarm. Herz hinter dem Kiemendarm, dem Magen anliegend. Geschlechtsorgane unpaarig, in der Darmschlinge; zahlreiche Hodenfollikel das Ovarium umgebend.

Eine Species, *Sluiteria rubricollis* Sluit., aus dem malayischen Archipel.

3. Familie. Ascidiidae, Herdman. 1880.

Die Familie der Ascidiidae ist hervorgegangen aus einem Theil der Savigny'schen Gattung *Phallusia*. Savigny hatte bei der Aufstellung des ersten brauchbaren Ascidiensystems die alte Gattungsbezeichnung *Ascidia* Linné eingezogen und durch die beiden Namen *Cynthia* und *Phallusia* ersetzt. Der letztere Name fand aber keine allgemeine Anerkennung. Während er von den französischen Forschern adoptirt wurde, und zwar nicht nur einfach als Gattungsbezeichnung, sondern auch insofern, als die höhere Gruppenbezeichnung „Phallusiadae" von ihm abgeleitet wurde, kam, namentlich durch englische Autoren, der Name *Ascidia* wieder zu Ehren. Forbes und Hanley (1853) unterschieden nur 4 Familien bei den Ascidien: 1. Botryllidae, 2. Clavelinidae, 3. Ascidiadae, 4. Pelonaiadae. Die Familie der Ascidiadae enthält die Gattungen *Ascidia*, *Molgula* und *Cynthia*, also solche Formen, die jetzt bei ganz verschiedenen Familien untergebracht worden sind. Auch bei Herdman (1891) ist die Familie Ascidiidae viel zu weit gefasst, denn sie wird in 4 Subfamilien getheilt (Corellinae, Hypobythiinae, Ascidiinae, Cioninae) und enthält 12 Gattungen. Wohl aber entspricht der Umfang der Herdman'schen Subfamilie Ascidiinae der hier als Familie bezeichneten Gruppe der Ascidiidae, denn beide enthalten fast genau dieselben 5 Gattungen. Auch die Familie der Ascidiidae im Systeme Lahille's bildet eine wesentlich weitere Gruppe, als es hier der Fall ist, denn sie enthält ausser *Ascidia*, *Ascidiella*, *Phallusia* noch *Perophora*, *Perophoropsis* und *Sluiteria*. Nur insofern erscheint sie etwas eingeengt, als Herdman's Gattung *Abyssascidia*, (die übrigens jetzt in 2 aufgelöst worden ist) nicht zu den Ascidiidae, sondern zu den Corellidae gestellt wird. Hartmeyer dagegen fasst die Familie

Ascidiidae enger als es hier geschehen ist, denn er stellt die *Abyssascidia*, wie Lahille, zu den Corellidae, beziehungsweise zu den Corellascidiinae, während Sluiter im Anschluss an Herdman die *Abyssascidia* zu den Ascidiidae zählt. Meines Erachtens sind die beiden Gattungen *Abyssascidia* und *Bathyascidia*, in die Hartmeyer die ursprüngliche Herdman'sche Gattung *Abyssascidia* zerlegt hat, nicht so nahe verwandt, wie zumeist angenommen wird, und ich gebe dieser Auffassung dadurch Ausdruck, dass ich hier nur *Bathyascidia* in die Familie der Ascidiidae einordne. Die *Bathyascidia*-Kieme und die linksseitige Lage der Eingeweide stimmen ganz mit den andern Ascidiidae überein. Bei *Abyssascidia* unterscheiden sich diese Organe stärker vom Ascidiidentypus, so dass ich diese Gattung, die zweifellos den Ascidiidae nahe steht, in einer anderen Gruppe unterbringe.

Als die allgemein gültige Familiendiagnose für die Ascidiidae in dieser Fassung würde etwa die folgende zu gelten haben:

Körper variabel geformt, meist rundlich, selten deutlich gestielt. Mit dem hinteren Ende, häufig auch linksseitig, festgesetzt.

Cellulosemantel gelatinös oder knorpelig.

Ingestionsöffnung fast immer mit 8, Egestionsöffnung fast immer mit 6 Lobis.

Kiemendarm glatt ausgespannt oder mit dellenförmigen Einbuchtungen (Undulationen). Fast stets innere Quer- und Längsgefässe wohl ausgebildet. Papillen mindestens an den Kreuzungsstellen der Quer- und Längsgefässe, überdies zumeist noch Intermediärpapillen an diesen letzteren. Kiemenspalten schlitzförmig, geradgestreckt. Dorsallamina bandartig, gerippt, gezähnt oder glatt.

Darm und Geschlechtsorgane links neben dem Kiemendarm gelegen.

In die Familie der Ascidiidae gehören folgende 5 Gattungen: *Ascidia*, *Ascidiella*, *Phallusia*, *Pachychlaena*, *Bathyascidia*. Von diesen werden nicht alle allgemein als gut abzugrenzende Gruppen anerkannt; das gilt im Besonderen von *Ascidiella* und *Pachychlaena*, die manche höchstens als Subgattungen, manche überhaupt nicht gelten lassen wollen. Eingezogen habe ich auch hier die Gattung *Ascidiopsis* Verrill, die zweifellos von *Ascidia* nicht verschieden ist (*Ascidiopsis complanata* Verr. = *Ascidia prunum* Müller).

Ueber die Gattungen der Ascidiidae lässt sich folgende Uebersicht geben:

Kiemensack am Hinterende nach vorn umgeschlagen.	Ganglion und Flimmergrube voneinander weit entfernt .	*Phallusia.*
Kiemendarm ein gerade verlaufender Sack.	Ganglion weit entfernt . . .	*Ascidia.*
	Ganglion unmittelbar hinter der Flimmergrube	*Ascidiella.*
	Cellulosemantel sehr dick und knorpelig	*Pachychlaena.*
	Papillen nur an den Endpunkten der Maschenräume . . .	*Bathyascidia.*

1. Gattung. *Ascidia*, Linné, 1767.
(Taf. XXXIII, Fig. 7.)

In der 12. Ausgabe des Systema naturae vereinigte Linné alle ihm bekannten Monascidien in der Gattung „*Ascidia*". Nachdem bereits 1760 Baster die Bezeichnung *Ascidium* eingeführt hatte, muss es zweifelhaft erscheinen, ob Linné zu der Namensänderung, die jetzt freilich allgemein anerkannt ist, berechtigt war. Bei der Auflösung der Gattung *Ascidia* in eine ganze Reihe neuer Genera, die jetzt zu verschiedenen Familien gehören, hat später Savigny (1816) den Namen *Ascidia* als Gattungsbezeichnung ganz fallen lassen und einige der Linné'schen *Ascidia* als neue Gattung *Phallusia* zusammengefasst, die aber jetzt nicht mehr in dem gleichen Umfang besteht, sondern in mehrere Gattungen aufgelöst worden ist. So kam es, dass einige bis in die neueste Zeit hinein, indem sie Savigny folgten, die Gattung *Phallusia* als eine sehr umfangreiche auffassten und ihr alle die Species unterordneten, die andere, auf Linné (1767) zurückgehend, als *Ascidia* anführten.

Aeussere Körperform, wie bei allen artenreichen Gattungen, sehr variabel; selten nur sitzt am Hinterende ein längerer Stiel. Aeusserer Cellulosemantel sehr häufig von reichen Mantelgefässen durchsetzt, zeigt alle möglichen Verschiedenheiten in Bezug auf Consistenz, Dicke und Farbe. Zuweilen weich, zart und glashell, mitunter fast knorpelig hart, sehr voluminös und ganz dunkel pigmentirt. Ingestionsöffnung am vordersten Körperende fast stets deutlich 8lappig; 9 lappig: *A. bisulca* Sl.; 10 lappig: *A. perfluxa* Sl.; 7 lappig: *A. aperta*. Egestionsöffnung 6 lappig, selten 7 lappig (*A. spinosa*, *A. bisulca* Sluiter), zumeist in ansehnlicher Entfernung weiter hinten und dorsal gelegen. Ganglion und Neuraldrüse liegen in einiger Entfernung hinter der Flimmergrube, niemals dieser unmittelbar benachbart. Kiemendarm sehr variabel, so dass es leicht durchführbar wäre, auf Grund der Verschiedenheiten die Gattung *Ascidia* in mehrere aufzulösen. Die Kieme reicht bis an das hinterste Körperende und ist entweder glatt ausgespannt, oder (die grösseren Species) mit Undulationen, dellenförmigen Ein- und Ausbuchtungen, versehen (p. 434 fg.). Quergefässe nur selten alle von gleicher Grösse, zumeist sind Gefässe verschiedener Ordnungen in regelmässiger Anordnung zu unterscheiden. Die schlitzförmigen Kiemenspalten erscheinen häufig von parastigmatischen Quergefässen überbrückt. Innere Längsgefässe stets vorhanden, fast immer alle gleichstark. Papillen sitzen stets an den Kreuzungsstellen der Längs- und Quergefässe und überdies zumeist noch an den inneren Längsgefässen zwischen diesen Hauptpapillen (sog. Intermediärpapillen). Dorsalfalte setzt sich hinten auf die Hinterwand des Kiemendarms fort und verläuft auf dieser häufig über den Oesophaguseingang hinaus ventralwärts; fast immer gerippt, häufig mit mehr oder minder stark gesägtem Rand; zuweilen ganz

glatt. Darmtractus links*) vom Kiemendarm gelegen, bildet eine mehr oder minder complicirte Schleife, die sehr auffallende individuelle Variationen zeigen kann. Das Gleiche gilt von der Flimmergrube, und daher bietet die Speciesbestimmung oft sehr erhebliche Schwierigkeit. Zuweilen ist die Darmschleife nur äusserst wenig umfangreich, und der Darmtractus macht dann den Eindruck eines rudimentären Organs (*Asc. granosa*, *A. mikrenterica* Sluiter). In und neben der Darmschleife liegt die Zwitterdrüse. Die zahlreichen Nierenbläschen ebenfalls in der nächsten Nachbarschaft des Darms gelegen.

Ascidia ist eine ausserordentlich umfangreiche Gattung. Bereits 1891 führte Herdman etwa 100 Speciesnamen an, von denen er allerdings mehr als 40 für ganz unsicher erklärte. Seither hat allein Sluiter etwa 2 Dutzend neue *Ascidia* beschrieben, so dass die Zahl der Species eine sehr bedeutende geworden ist. Eine genaue Revision wird aber zweifellos zu einer erheblichen Streichung der Speciesnamen führen und zahlreiche Synonymien erweisen, die zum Theil darin ihren Grund haben, dass manche Species eine bedeutende Variabilität zeigen, und dass individuelle Variationen für verschiedene Speciesmerkmale gehalten wurden. Als eine solche stark variirende Art erkannte z. B. Hartmeyer (1904) die *Ascidia prunum* Müll., die ungefähr unter 10 verschiedenen Speciesnamen beschrieben wurde.

Die Gattung *Ascidia* ist kosmopolitisch, findet sich noch in sehr hohen Breiten (zwischen 77 und 78° n. Br.) und fehlt auch in den tropischen Theilen des indischen und stillen Oceans nicht ganz. Lange Zeit war sie im nördlichsten Theil des pacifischen Oceans unbekannt. Ritter (1901) fand sie an der Küste von Alaska (*Ascidia adhaerens*).

Die Mehrzahl lebt in seichterem Wasser: einige steigen in nicht unbedeutende Tiefe hinab. Verschiedene Individuen derselben Species verhalten sich in Bezug auf die verticale Verbreitung zuweilen sehr verschieden. Unter den nordischen Formen lebt *Asc. obliqua* zwischen 20 und 600 m Tiefe. Auf der südlichen Halbkugel, zwischen dem 30. und 55.° s. Br., finden sich *Asc. meridionalis* in Tiefen von 55—600 Faden, *Asc. tenera* 245—600 Faden. Im niederländisch-ostindischen Archipel leben zahlreiche *Ascidia* in 13—15 m Tiefe, viele in noch geringerer Tiefe, an Stellen, die zur Ebbe nur nothdürftig noch vom Meere bedeckt sind; manche Arten finden sich nur in tieferem Wasser: *Asc. spinosa*, *Asc. granosa* 73 m; *Asc. mikrenterica* 240 m; *Asc. perfluxa* 274 m; *Asc. limpida* 310 m; *Asc. tricuspis* 560 m. Bestimmte Unterschiede, die mit der grösseren oder geringeren Meerestiefe, in der die betreffenden Thiere leben, im Zusammenhang stehen, sind nicht beobachtet worden.

*) Nach der Darstellung von Sluiter (1904) müsste dessen *Ascidia lapidosa* den Darm und das Zwitterorgan rechtsseitig tragen.

2. Gattung. *Ascidiella*, Roule, 1884.
(Taf. XXXIII, Fig. 9.)

Körperform variabel, vorwiegend längsgestreckt, Hinterende zuweilen (*A. lutaria*) in einen kurzen, breiten Stiel ausgezogen. Festheftungsstelle im hinteren Körpertheil gelegen, meist terminal, doch auch seitlich (*A. scabra*). Mund- und Atrialsipho im vorderen Körperabschnitt einander nahe liegend, wenngleich nicht so dicht benachbart wie bei *Ciona*. Mundtentakel einfach fadenförmig. Cellulosemantel ziemlich dick und fest, von fast knorpeliger Consistenz, doch meist durchsichtig und nur zart gefärbt. Ganglion und Subneuraldrüse im Gegensatze zu *Ascidia* wie bei *Ciona* unmittelbar hinter der Flimmergrube gelegen. Kiemendarm erstreckt sich bis in das hintere Körperende und daher die Eingeweide seitlich, und zwar links gelagert. Kiemen geradgestreckt, in ihrem Bau mit *Ciona* übereinstimmend, nur dass niemals kleine Quergefässe dritter Ordnung, die übrigens auch *Ciona Savignyi* regelmässig fehlen, vorkommen; nur breitere Quergefässe erster und schmälere zweiter Ordnung miteinander abwechselnd. Kiemenspalten mehr oder minder längsgestreckt; papillenförmige Seitenzapfen fehlen meist gänzlich oder liegen nur an den Kreuzungsstellen der Längs- und Quergefässe, niemals intermediär. Dorsallamelle trägt nur kleinere papillenförmige Rückenzapfen und ist niemals gänzlich in Dorsalzungen aufgelöst; stets am Oesophaguseingang endigt sie. Ebenso reicht der Flimmerkamm der hinteren Kiemenwand wie bei *Ciona* nur bis zum Oesophagus, und daher fehlt das besondere postösophageale Dorsalband der übrigen Ascidiidae. Häufig sehr weitgehende individuelle Vereinfachungen des Kiemenbaues. Bei *Asc. lutaria* scheinen stets die inneren Längsgefässe zu fehlen. Verdauungstractus links vom Kiemensack; Geschlechtsorgane unpaarig in der Darmschlinge gelagert. Musculatur oft unsymmetrisch, rechts beträchtlich stärker als links ausgebildet. Zahlreiche dicht gedrängte Nierenbläschen mit Concretionen von kohlensauren und harnsauren Salzen am Magen und Mitteldarm, daneben noch Nierenbläschen am Hautepithel der linken Körperseite, selbst noch im vorderen Körperende vorhanden.

Ob sich *Ascidiella* als gute Gattung wird aufrecht erhalten lassen, kann zweifelhaft erscheinen; jedenfalls ist sie durch zahlreiche Uebergangsformen mit *Ascidia* verbunden und daher nur schwer von dieser scharf zu trennen. Manche betrachten sie daher lediglich als Subgenus der letzteren oder lassen sie überhaupt nicht als eine besondere Gruppe gelten.

Etwas über ½ Dutzend Species sind beschrieben worden, darunter finden sich mehrere Synonyma. Vorwiegend seichtes Wasser kaum bis 300 m Tiefe; besonders im Mittelmeer und nordöstlichen atlantischen Ocean. Vereinzelt im malayischen Archipel.

3. Gattung. *Phallusia*, (Savigny, 1816.) Roule, 1884.
(Taf. XXXIII, Fig. 2.)

Savigny's Gattung *Phallusia* hat jetzt eine ganz andere Definition erhalten und daher einen ganz anderen Umfang angenommen. Jene alte Gattung wurde allmählich zur Familie der Ascidiidae oder Phallusiadae erweitert und das Genus *Phallusia* in mehrere zerlegt. Den alten Gattungsnamen beliess Roule einer schon den Zoologen der Renaissance bekannten Art (*Ph. mammillata*). Herdman ist der Ansicht, dass diese die einzige Form ist, die mit Sicherheit der Gattung *Phallusia* zugezählt werden könne, während Roule z. B. auch die *Ph. monachus* Cuv. und *Ascidia fumigata* Grube hierher rechnete.

Das wichtigste Gattungsmerkmal besteht darin, dass das hinterste Ende des Kiemendarms sich umknickt und nach vorn zu wächst, so dass es den vorderen Theil der Kieme seitlich bedeckt. Die Umbiegung erfolgt nach links; bei *Ph. fumigata* soll eine rechtsseitige Krümmung eintreten. Der Kiemendarm hat also eine so bedeutende Länge erhalten, dass er, obwohl er bis zum hintersten Körperende reicht, zu einem geradgestreckten Verlauf selbst in der Längsaxe keinen genügenden Raum findet. Kieme complicirt gebaut, mit zahlreichen Undulationen versehen. Das hinterste Ende der Dorsalfalte läuft über die Region des Oesophaguseingangs hinweg. Ganglion und Flimmergrube, so wie bei *Ascidia*, in ziemlich beträchtlicher Entfernung voneinander gelegen. Zahlreiche Nierenbläschen mit Concretionen liegen in der nächsten Nachbarschaft der Darmschleife im Bindegewebe eingebettet.

Wegen der Ungewissheit, welche Species hierher zu stellen sind, besteht leicht die Gefahr, dass auf Grund der *Phallusia mammillata* bestimmte Speciesmerkmale in die Gattungsdefinition aufgenommen werden könnten.

4. Gattung. *Pachychlaena*, Herdman (1880), 1882.

Für eine Anzahl auf der Challengerexpedition gesammelte Ascidiidae, die zweifellos der Gattung *Ascidia* nahe stehen, hatte Herdman die Bezeichnung *Pachychlaena* geschaffen. Es sind Bedenken geäussert worden, ob diese Gruppe hinreichend scharf abgegrenzt ist, und ob es vollkommen gerechtfertigt war, einen neuen Gattungsbegriff einzuführen. In der That hatte auch Herdman die betreffenden Species zuerst als ein besonderes Subgenus zu *Ascidia* gestellt.

Das am schärfsten hervortretende Merkmal besteht darin, dass der äussere Cellulosemantel sehr dick und fest, fast knorpelig, hart und ganz undurchsichtig, dunkel erscheint. Stellenweise erreicht er eine Mächtigkeit von 4 cm. Eine bedeutende Festigkeit und Stärke zeichnet auch den Kiemendarm aus. Im Uebrigen gelten folgende Merkmale. Körper mehr oder minder unregelmässig langgestreckt, hinten festgeheftet, ungestielt. Ingestionsöffnung achtlappig, Egestionsöffnung sechs-

lappig, ausnahmsweise (*P. oblonga*) vierlappig. Tentakel einfach. Kiemendarm, wie bei den grossen *Ascidia*, mit längsverlaufenden Undulationen versehen. An den Kreuzungsstellen der Quer- und Längsgefässe stehen grosse, löffelförmig endigende Papillen; Intermediärpapillen scheinen zu fehlen. Kiemenspalten schlitzförmig, längsgestreckt. Dorsalmembran bandförmig, gerippt; der freie Rand mehr oder minder stark hervortretend gesägt oder gezähnt. Eingeweide ziemlich umfangreich ausgebildet, links neben dem Kiemendarm gelegen.

Sicher bekannt nur wenige (drei) Arten in wenigen Exemplaren aus dem südatlantischen Ocean und den australischen Meeren, aus geringen Wassertiefen von 10—40 Faden. Alle Species erlangen die verhältnissmässig bedeutendere Grösse von 8—12 cm.

5. Gattung. *Bathyascidia (Herdmania)*, Hartmeyer, 1900. (Taf. XLI, Fig. 6 u. 15.)

Dass die beiden Species, die Herdman in die Gattung *Abyssascidia* gestellt hatte, in dieser nicht vereinigt bleiben konnten, war vorauszusehen. Die zweite, erst später unter dem Challenger-Material in einem Exemplar von Herdman (1888) aufgefundene Art (*Abyssascidia vasculosa*) erhob zuerst Hartmeyer zu einer besonderen Gattung, die er *Herdmania* nannte. Da aber dieser Gattungsname bereits 1887 durch Lahille für eine Cynthideengattung vergeben worden war, änderte Hartmeyer die gewählte Bezeichnung in *Bathyascidia* um. Das wichtigste Gattungsmerkmal bietet die Beschaffenheit des Kiemendarms und die linksseitige Lage der Darmschleife. Auf die Gegensätze zu der *Abyssascidia Wyvillii*, deren Darm rechts liegt, hat bereits Herdman hingewiesen; er ist aber der Meinung, dass es sich um kein allgemein gültiges Gattungs- oder Speciesmerkmal handele, sondern um ein Individuum, dessen Darmschleife eine zufällige Verlagerung erfahren habe, gleichsam um ein aberrant gestaltetes Thier. Herdman erwähnt ausdrücklich, dass er sich nicht dazu entschliessen könne, für seine *Ab. vasculosa* ein besonderes neues Genus aufzustellen, das etwa die Mitte hält zwischen den Gattungen *Abyssascidia* und *Ascidia*.

Körper ungefähr 3 cm lang, eiförmig, am Hinterende festgeheftet. Cellulosemantel dünn und ganz durchsichtig, mit reich verzweigten Mantelgefässen versehen, die am hinteren Ende ein- und austreten. Ingestionsöffnung am Vorderende gelegen, gross und achtlappig. Egestionsöffnung weit hinten, etwa ein Viertel vom Hinterende entfernt, sechslappig. Mundtentakel sehr gross (kleinere und grössere regelmässig abwechselnd) und zahlreich. Kiemendarm sehr fein und zart, besonders deshalb, weil die grossen, längsschlitzförmigen Kiemenspalten dicht nebeneinander liegen, so dass sich zwischen ihnen nur weniges resistentes Gewebe ausbreiten kann. Innere Längsgefässe fein, sitzen auf dreilappigen, sich über die Quergefässe erhebenden Stützen. Zwischen

je zwei Längsgefässen liegen gewöhnlich in jeder Masche vier Kiemenspalten. Alle Quergefässe von gleicher Breite. Unregelmässig geformte Papillen sitzen an den vier Eckpunkten jeder Masche. Intermediäre Papillen fehlen durchaus (Taf. XLI, Fig. 15). Dorsalfalte mit tief gezähntem Rand, stellenweise erheben sich längere, tentakelähnliche Lappen. Darm links gelegen, eine einfache, ziemlich kurze, dorsal zu offene Schlinge bildend. Magen nur wenig umfangreich. Zwitterdrüse innerhalb der Darmschleife, dem Magen dicht benachbart.

Nur eine Species (*Bathyascidia vasculosa*) aus dem antarctischen Meer (53° 55′ s. Br., 108° 35′ ö. L.). Tiefseeascidie aus 1950 Faden Tiefe.

4. Familie. Corellidae, Lahille, 1887. (Herdman, 1882.)

Eine Familie der Corellidae wurde zuerst von Lahille aufgestellt, aber es fällt diese Gruppe durchaus nicht mit der zusammen, die hier unter dem gleichen Namen angeführt ist. Von den drei Gattungen Lahille's *Corella, Rhodosoma, Abyssascidia*) findet man hier nur die erstgenannte in derselben Familie wieder, während die beiden letzten in ganz andern Familien untergebracht sind. Von den übrigen, hier als Corellidae bezeichneten Gattungen kannte Lahille damals nur noch die *Corynascidia*; er stellt sie aber nicht zu den Corellidae, sondern vereinigt sie mit *Hypobythius* zu einer besonderen Familie Corynascidiidae, die aber kaum als eine natürliche Gruppe gelten kann. Richtiger hat Herdman die Verwandtschaftsbeziehungen beurtheilt, der zwar nur eine zu den Ascidiidae gehörende Subfamilie „Corellinae" kennt, in dieser aber ganz zutreffend alle drei damals bekannten Gattungen *Chelyosoma, Corella* und *Corynascidia* zusammenstellt. Die Herdman'sche Subfamilie wurde später von Sluiter zu einer Familie erhoben; in dieser sind aber auch eine Anzahl neuerdings erst bekannt gewordener Gattungen untergebracht worden, die hier zu einer besonderen Familie „Corellascidiidae" zusammengefasst erscheinen.

Die verschiedenen in die Familie der Corellidae gehörenden Gattungen weichen in ihrem Bau sehr erheblich voneinander ab, und daher erscheint die Diagnose zum Theil nicht sehr scharf bestimmt. Das wichtigste Familienmerkmal liegt darin, dass der Kiemenkorb, so wie es zumeist bei Molguliden der Fall ist, von gebogenen oder spiraligen Spalten durchbrochen ist; stets fehlen aber die regelmässigen Längsfaltungen der gesammten Kiemenwand, die die Molguliden auszeichnen. Nichtsdestoweniger gleichen sich stellenweise in hohem Masse die Respirationsorgane in beiden Familien, obwohl es sich zweifellos um eine nur äussere Aehnlichkeit handelt, die sich selbstständig in beiden Gruppen herausgebildet hat, und nicht um eine auf Stammesverwandtschaft beruhende Uebereinstimmung des Baues.

Die allgemein gültige Familiendiagnose lässt sich etwa in folgender Weise geben:

Körper sehr variabel geformt; unregelmässig rundlich oder längsgestreckt, häufig deutlich gestielt, seitlich oder mit dem Hinterende festgeheftet.

Cellulosemantel gelatinös oder knorpelig, zuweilen mit Hornplatten versehen.

Körperöffnungen mehr oder minder regelmässig gelappt, zuweilen rund und ungelappt oder ganz unregelmässig geformt.

Kiemendarm mit gebogenen oder ziemlich geraden Einzelspalten, die stets in einfachen oder doppelten Spiraltouren angeordnet sind. Innere Längsgefässe wohlentwickelt, rudimentär, d. h. durch gegabelte Papillen vertreten, oder fehlend. Papillen auf den inneren Längsgefässen sollen nach Hartmeyer stets fehlen, finden sich aber in den Abbildungen, die ältere Autoren von *Chelyosoma* gegeben haben. Dorsalfalte mit Rückenzapfen; zuweilen stehen diese ganz frei, ohne an der Basis durch eine besondere Längsfalte miteinander verbunden zu sein.

Verdauungstractus in der Lage sehr variabel, zuweilen (*Chelyosoma*) auch individuell verschieden. Gewöhnlich rechts und gleichzeitig auch dorsalwärts vom Kiemendarm gelegen, gelegentlich auch links oder hinter der Kieme.

Geschlechtsorgane in der Nachbarschaft des Darmes befindlich.

In die Familie der Corellidae gehören die folgenden 5 Gattungen: *Chelyosoma*, *Corella*, *Corynascidia*, *Agnesia*, *Corellopsis*. Eine Uebersicht über sie lässt sich in folgender Weise geben:

Innere Längsgefässe fast stets wohlentwickelt	zuweilen mit besonderen Papillen besetzt (?)	*Chelyosoma*.
	niemals mit Papillen besetzt	*Corella*. *Corynascidia*.
Innere Längsgefässe	durch gegabelte Papillen vertreten	*Corellopsis*.
	fehlen. Nur zungenförmige Zapfen sitzen an den scharf hervortretenden Quergefässen . .	*Agnesia*.

1. Gattung. *Chelyosoma*, Broderip und Sowerby, 1829. (Taf. XXXIV, Fig. 1 u. 2.)

Körper in der Richtung der Hauptaxe mehr oder minder schildförmig flachgedrückt, mit breiter Basis hinten festgeheftet. Bei stärkerer Verkürzung der Längsaxe erhalten Kiemendarm, Verdauungstractus und Geschlechtsorgane eine mehr horizontale Ausbreitung. Cellulosemantel mit umfangreichen Hornplatten*) auf der freien Oberfläche, besonders in der Umgebung der beiden Körperöffnungen (*Ch. Macleayanum* Brod. u. Sow. mit 8, *Ch. productum* Stimps. mit 14 oder zahlreicheren [Textfig. 36, p. 216], *Ch. sibogae* Sluit. mit 15 Tafeln; ausserdem um jede der

*) Nach Swederus (1887) sollen die Platten des *Chelyosoma Macleyanum* „lederartig" sein; bei *Ch. productum* bestehen sie aus einer cellulosefreien Substanz, die nicht Horn ist.

beiden Oeffnungen 6 dreieckige Hornplättchen [Siphonalplatten], die den Verschluss der Siphonen bewirken.) Unter dem Cellulosemantel zahlreiche dünne und kurze Muskeln der Leibeswandung zwischen den einzelnen Hornplatten so ausgespannt, dass diese wie zusammengenäht erscheinen (Textfig. 37, p. 217). In- und Egestionsöffnung von 6 Lappen umgeben. Mundtentakel einfach, sehr zahlreich. Kiemensack mit gebogenen Spiraculis, die mehr oder minder deutlich, stellenweise allerdings auch gar nicht erkennbar, zu einfachen Spiraltouren angeordnet sind. Continuirlich verlaufende Quergefässe sind zuweilen gar nicht mehr nachweisbar, stets aber finden sich innere Längsgefässe, die meist mit Papillen*) besetzt sind, oder auch dieser vollkommen entbehren (*Ch. sibogae*). Wer dem Vorkommen oder Fehlen der Papillen eine hohe systematische Bedeutung beimisst, könnte versucht sein, auf diese Unterschiede hin eine Auflösung der Gattung vorzunehmen. Dorsalfalte aus einer Reihe langer, zungenförmiger Rückenzapfen zusammengesetzt.

Verdauungstractus eine weite Schlinge bildend, hinter dem Kiemendarm ventral gelegen und linksseitig verschoben. Bei *Ch. productum* soll dagegen der Darm in der Mehrzahl der Fälle auf der rechten Seite liegen. Magen complizirt gefaltet, beziehungsweise gekammert. Geschlechtsorgane im hinteren Körperabschnitt zwischen und hinter der Darmschleife gelegen. Ovarium ein System dendritisch verzweigter Aeste, in einen gemeinsamen Oviduct übergehend; ebenso Hoden baumförmig verzweigt mit gemeinsamem Vas deferens.

Nur drei Arten sicher bekannt. Nachdem neuerdings eine rein tropische Form aus dem niederländisch-ostindischen Archipel bekannt geworden ist (*Ch. sibogae*), scheint die Gattung als kosmopolitisch betrachtet werden zu dürfen. *Ch. Macleayanum* ist eine hocharctische Art, die sich im atlantischen und westlichen pacifischen Ocean bis weit in die subarctischen und gemässigten Regionen hinein ausgebreitet hat.

In den nordischen Meeren scheint *Chelyosoma*, im allgemeinen freilich nur selten, ausschliesslich im seichteren Wasser bis etwa 100 m Tiefe zu leben; die tropische *Ch. sibogae* wurde in 272 m Tiefe gedredscht.

2. Gattung. *Corella*, Alder und Hancock, 1870.
(Taf. XXXIV, Fig. 4.)

Körperform sehr variabel. Thiere bald mit breiter Fläche der Unterlage aufsitzend (*C. aequabilis* Sluiter liegt mit dem grössten Theil der rechten Körperseite fest, während die beiden Oeffnungen nach links hinüber rücken), bald wieder länger oder kürzer gestielt. Cellulosemantel von verschiedener Consistenz, gallertartig oder knorpelig; ge-

*) Nach Hartmeyer sollen niemals auf den inneren Längsgefässen Papillen sitzen. Es widersprechen dem aber ältere Abbildungen, die den Eindruck grosser Naturtreue machen.

wöhnlich glatt und durchscheinend. Meist reich verzweigte Mantelgefässe vorhanden. Ingestionsöffnung achtlappig, Egestionsöffnung sechslappig. Tentakel einfach fadenförmig, oft sehr zahlreich. Kiemendarm häufig sehr zart und leicht zerreissbar. Kiemenspalten bilden einfache Spiralen, gewöhnlich von bedeutender Grösse. Rechts und links gewundene Spiralen regelmässig alternirend. Jede Spirale besteht aus zahlreichen bogenförmigen Einzelstücken, die durch weitere oder engere Zwischenstücke getrennt werden. Innere Längsgefässe stets vorhanden, aber in verschiedener Zahl und Vertheilung. Zuweilen (*C. acquabilis*) zwischen je zwei Spiralen ein Längsgefäss, zuweilen laufen die Längsgefässe über die Spiralcentra hinweg (*C. japonica*). An manchen Stellen der Kiemen sind die Längsgefässe nur rudimentär entwickelt, und an den Quergefässen sitzen nur T-förmige Anhänge (*C. japonica*). Accessorische innere Gefässe können hinzutreten (*Corella novarae* Drasche), so dass die *Corella*-Kieme verschiedene Stadien eines immer mehr sich vervollkommnenden Baus aufweist. Es liesse sich daher eine weitere Auflösung der Gattung in mehrere Gruppen durchführen. Dorsalfalte mit einer Reihe Zungen oder auch längerer Tentakel. Darmschlinge rechts gelegen; Magen längsgefaltet. Geschlechtsdrüse in der nächsten Nachbarschaft der Darmschleife.

Etwa neun Arten sicher bekannt, aus verschiedenen Meeren stammend, so dass die Gattung wohl als kosmopolitisch angesehen werden darf. Doch scheinen alle Species nur eine viel beschränktere Verbreitung zu besitzen. Ausser einer typisch hochnordischen Form, *C. borealis* Traust., sind andere bekannt, die selbst innerhalb der Tropen nur eine wenig grosse Verbreitung gefunden haben (*C. acquabilis* im niederländisch-ostindischen Archipel). Die Gattung scheint nirgends besonders häufig vorzukommen. In grosse Tiefen steigt sie nicht herab; immerhin ist die verticale Verbreitung mancher Arten ziemlich ausgedehnt: *Corella acquabilis* 13—397 m, *C. borealis*, 66—450 m.

3. Gattung. *Corynascidia*, Herdman, 1882.
(Taf. XXXIV, Fig. 3.)

Körper der beiden Species *Corynascidia* sehr verschieden geformt: langgestielt, mit am hinteren Ventralende entspringendem Stiel, oder länglichrund, seitlich comprimirt, mit dem linken Hinterende festgewachsen. Cellulosemantel dünn und halb durchsichtig, von reich verästelten Mantelgefässen durchsetzt. Ingestionsöffnung ansehnlich gross, ungelappt, im lebenden Thier wahrscheinlich kreisförmig. Egestionsöffnung bei der gestielten Form ungelappt, an der äussersten Spitze gelegen, bei der ungestielten siebenlappig, auf der Mitte der Dorsalseite gelegen, stets gross. Tentakel lang, fadenförmig und zahlreich. Der überaus zarte Kiemensack bildet das charakteristischste Gattungsmerkmal. Die in einfachen Spiraltouren angeordneten Kiemenspalten er-

langen eine so bedeutende Grösse, dass von dem primären Gitterwerk der Kieme nur äusserst feine, einem Spinngewebe vergleichbare Reste erhalten bleiben (Taf. XX, Fig. 9). Nur die Quergefässe sind etwas stärker entwickelt. Auf ihnen erheben sich, dicht benachbart, lange, zugespitzte Lappen, gewöhnlich zwei oder nur einer im Bereich einer Spirale, und diese tragen sehr feine innere Längsgefässe. Dorsalfalte mit ziemlich langen, zungenförmigen Fortsätzen. Darmschleife fast ganz ausserhalb des Bereichs der Kieme gelegen, im hintersten Körperende, das bei der gestielten Form ganz nach oben gekehrt ist. Geschlechtsorgane in der nächsten Nachbarschaft des Darms.

Nur zwei Species bekannt. Die eine (*Corynascidia Suhmi*) auf der Challenger-Expedition in zwei Exemplaren erbeutet (im Südpacific in 2160 Faden Tiefe, im antarctischen Ocean in 1375 Faden Tiefe); die andere (*C. sedens* Sluiter) nur in einem Exemplar bekannt aus dem niederländisch-ostindischen Archipel in 694 m Tiefe. Typische Tiefseeascidien.

4. Gattung. *Corellopsis*, Hartmeyer, 1903.
(Taf. XL, Fig. 1.)

Körper länglichrund, mit einem feinen, mehr als doppelt so langen Stiel versehen (bei dem einzigen bisher bekannten Exemplar beträgt die Rumpflänge 19 mm, die Stiellänge 46 mm). Cellulosemantel sehr

Fig. 207.

Kieme der *Corellopsis pedunculata*, von innen gesehen. (Nach Hartmeyer.) $^{35}/_{1}$.
ag = Accessorisches Gitterwerk; iq_1 u. iq_2 = innere Quergefässe 1. Ordnung und interspiraculare Quergefässe 2. Ordnung;
il = Rudimente der inneren Längsgefässe;
ks = Kiemenspalten.

dünn, gallertartig und durchscheinend. Ingestionsöffnung sechslappig, der Ansatzstelle des Stieles nahe gelegen; Egestionsöffnung ebenfalls sechslappig, dem freien Körperende nahe (ähnlich wie bei *Boltenia*, *Megalodus* u. s. w.). Siphonen treten nicht merklich hervor. Tentakel

von zweierlei Grösse, in zwei Kreisen angeordnet*); im Ganzen etwa $1^1/_2$ Dutzend. Flimmergrube einfach becherförmig. Kiemenspalten einfach spiralig, mit höchstens fünf Umgängen, aus zahlreichen sichel- oder bogenförmigen Stücken zusammengesetzt. Die in einer Querreihe neben- oder in einer Längsreihe hintereinander liegenden Spiralen sind abwechselnd links oder rechts gewunden. Je zwei Spaltenreihen durch zwei Quergefässe erster Ordnung abgegrenzt. Auf diesen sitzen in nicht ganz gleichmässigen Entfernungen T-förmige Röhrenstücke, die Hartmeyer als die Rudimente von inneren Längsgefässen betrachtet. Bei dieser Rückbildung der Längsgefässe muss es besonders auffallend erscheinen, dass sich an der Innenwand des Kiemendarms ein reiches accessorisches Gitterwerk zwischen je zwei inneren Quergefässen erster Ordnung entwickelt hat. Dieses Gitter besteht aus zahlreichen, ungefähr senkrecht zueinander verlaufenden Röhren; die Kreuzungsstellen liegen unter den Mittelpunkten der Spiralspalten oder dort, wo in den Quergefässen 2. Ordnung vier benachbarte Spaltenspiralen aneinanderstossen. Die Dorsalfalte besteht aus einer Reihe getrennter Zungen. Darm rechts neben dem Kiemendarm, eine einfache, grosse Schlinge bildend. Magen länglichrund mit Längsfalten. Afteröffnung mit zwölf Analzähnchen. Zwitterdrüse in der Darmschleife gelegen. Ovarium traubenförmig. Hoden bogenförmig, das Hinterende des Eierstocks umgebend.

Nur eine Species in einem Exemplar aus dem hohen Norden (König-Karls-Land auf Spitzbergen) bekannt. Tiefe: 105 m.

5. Gattung. *Agnesia*, Michaelsen, 1898.

Körper länglichrund. Cellulosemantel dünn, aber ziemlich hart, knorpelähnlich und durchscheinend. Ingestionsöffnung dem vorderen Körperende dicht benachbart, undeutlich gelappt; Egestionsöffnung ein wenig weiter nach hinten gelegen, mit jener durch eine breite, tiefe Rinne verbunden, ebenfalls undeutlich gelappt. Tentakel einfach fadenförmig, in unregelmässiger Anordnung. Kiemendarm glatt ausgespannt, ohne Längsfalten. Kiemenspalten einfache Spiralen, aber mit zahlreichen Umdrehungen. Die scharf hervortretenden Quergefässe tragen breite, zungenförmige Papillen. Innere Längsgefässe fehlen vollkommen. Eine einheitliche Dorsalfalte ist nicht vorhanden; sie wird vertreten durch eine Reihe langer, tentakelförmiger Rückenzapfen, die auf den Quergefässen in einer links neben der Medianebene verlaufenden Linie angeordnet sind. Darm eine einfache Schleife hinter dem Kiemendarm, nach links zu gerichtet. Magenwand flach gefaltet. Geschlechtsorgane links in und an der Darmschleife.

Nur eine Species (*Agnesia glaciata*) aus dem seichten Wasser an Südfeuerland.

*) Diese von Hartmeyer (1903) im Text (p. 273) erwähnte Anordnung der Tentakel finde ich in der Abbildung (Taf. XII, Fig. 3) nicht wieder.

5. Familie. Corellascidiidae, Hartmeyer, 1900.

Hartmeyer hat vier Gattungen (*Bathyascidia*, *Abyssascidia*, *Corellascidia* und *Rhodosoma*) als Subfamilie Corellascidiinae zusammengefasst und im System in die Familie der Corellidae eingeordnet. Er ist der Ansicht, dass die vier Gattungen in der nächsten verwandtschaftlichen Beziehung zueinander stehen und eine feste, natürliche Gruppe bilden, die in ihrer Organisation ein Uebergangsstadium darstellt einerseits zwischen den Ascidiiden, andererseits zwischen den Corellinen, und glaubt, dass sie den letzteren noch etwas näher steht als den ersteren. Daher wird die Gruppe von Hartmeyer nur als Subfamilie betrachtet, während es mir zweckmässiger zu sein scheint, ihr den Werth einer Familie zuzuerkennen.

Von den vier genannten Gattungen sind in diesem Werk zwei an anderen Stellen des Systems untergebracht. Die *Bathyascidia* habe ich bei den Ascidiidae belassen, die *Rhodosoma* im Anschluss an Herdman und Sluiter zu den Cionidae gestellt. Dagegen glaube ich, dass zwei ganz neuerdings von Sluiter beschriebene Gattungen aus dem malayischen Meer, deren Bau mehrfache Eigenthümlichkeiten aufweist, am besten in der Familie der Corellascidiidae eingeordnet werden. Die eine dieser Gattungen (*Pterygascidia*) hat Sluiter zu den Corellidae gestellt; über die systematische Stellung der anderen (*Dicopia*) hat er sich nur unbestimmt geäussert.

Das wichtigste Merkmal, in welchem alle Gattungen der Corellascidiidae übereinstimmen, besteht im Bau des Kiemenkorbes. Mehr oder minder deutlich ausgebildet findet sich stets eine Vereinfachung des Kiemenbaues, die zur Schaffung eines ziemlich einfachen Gerüstwerkes führen kann, wie es sich häufig bei Tiefseeascidien beobachten lässt. Von den Corellidae unterscheidet sich die Kieme leicht und scharf dadurch, dass die Kiemenspalten mehr oder minder rechteckig oder schlitzförmig, aber niemals typisch spiralig erscheinen. Als Familiendiagnose kann die folgende gelten:

Körper sehr verschieden geformt: länglichrund, lang gestielt oder scheibenförmig, in der Längsaxe comprimirt.

Aeusserer Cellulosemantel gallertartig oder ziemlich hart; membranartig dünn oder ansehnlich dick.

Körperöffnungen in regelmässiger Weise von 6, 8, 12 Lappen umstellt, oder schlitzförmig, oder ganz unregelmässig von Duplicaturen der Leibeswand umschlossen.

Mundtentakel vorhanden oder fehlend.

Kieme sehr variabel: ein ziemlich einfaches primäres Gitterwerk mit deutlichen inneren Längsgefässen, oder es fehlen diese und werden nur durch einfache Zapfen an den Quergefässen vertreten. Papillen an den inneren Längsgefässen fehlen. Dorsallamina glattrandig oder mit Zungen besetzt, soll bei *Dicopia* gänzlich fehlen.

Darm in der Regel rechts (bei *Dicopia* links) gelegen.

Geschlechtsorgane stets in der unmittelbaren Nachbarschaft des Darms befindlich.

Ueber die vier Gattungen der Corellascidiidae lässt sich folgende Uebersicht geben:

Körper länglichrund event. zugespitzt.	Kiemenspalten längsgestreckt; innere Längsgefässe wohl entwickelt	*Abyssascidia.*
	Spalten rechteckig, aber länglich; innere Längsgefässe fehlen, statt dieser finden sich Papillen	*Corellascidia.*
Körper gestielt oder scheibenförmig, mit flügelförmigen Fortsätzen bei der Ingestionsöffnung.	Primäres Gitterwerk ein unregelmässiges Gerüst mit inneren Längsgefässen	*Pterygascidia.*
	Kieme ein unregelmässiges Gerüstwerk; innere Längsgefässe nicht scharf hervortretend . . .	*Dicopia.*

1. Gattung. *Abyssascidia*, Herdman, 1880.

(Taf. XXXIII, Fig. 4. Taf. XLI, Fig. 9.)

Herdman (1880) hatte die neue Gattung für ein einziges Exemplar einer Tiefseeascidie aufgestellt, die auf der Challenger-Expedition aufgefunden worden war. Später (1888) fügte Herdman in diese Gattung noch eine zweite Species (*Ab. rasculosa*) ein, obwohl diese sich von der ersten, die Gattung begründenden Art in sehr wichtigen Beziehungen unterscheidet. Hartmeyer hat dann wieder beide Arten voneinander getrennt und jede in eine besondere Gattung gestellt.

Der Körper ist länglichrund (ca. 3—6 cm lang), an der Ventralseite festgeheftet oder lang gestielt. Aeusserer Cellulosemantel ziemlich fest und dick, aber durchsichtig. Mantelgefässe sollen gänzlich fehlen. Ingestionsöffnung ungelappt oder mit 12 Lappen; Egestionsöffnung weit hinten gelegen, mit 8 Lappen. Mundtentakel fadenförmig, in ziemlich weiten Abständen stehend und daher nur in verhältnissmässig geringer Anzahl vorhanden. Die Musculatur der Leibeswand ist nur schwach ausgebildet und bei *A. rasculosa* sehr auffallend asymmetrisch (links und dorsal stärker) entwickelt. Der Kiemendarm ist zart, weder längsgefaltet, noch mit Undulationen versehen, ziemlich straff ausgespannt. Kiemenspalten längsgestreckt, schlitzförmig. Innere Längsgefässe ziemlich dicht (ungefähr durch drei bis vier oder auch nur eine Spalte getrennt) und gleichmässig; innere Quergefässe von verschiedener Ordnung, stellenweise parastigmatische Quergefässe. Papillen fehlen durchaus. Dorsalfalte am freien Rande in ansehnliche, zungenförmige Fortsätze erhoben. Eingeweide rechts vom Kiemendarm gelegen. Darm eine verhältnissmässig kleine, einfache Schleife; an dem überall gleich weiten Darmrohr tritt nur der etwas umfangreichere, mit ungefähr 12 Längsfalten versehene Magen scharf hervor. Rechts neben der Biegungsstelle der Darmschleife, dem hinteren Ventralende des Thieres

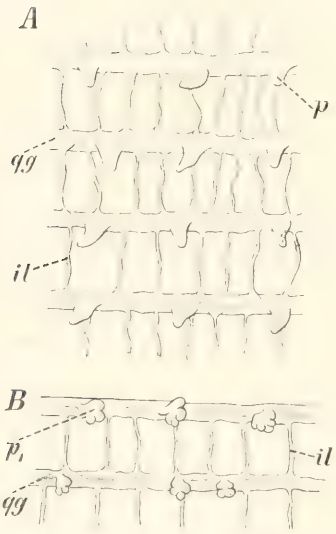
nahe, die rundliche Zwitterdrüse; Ovarium central, Hoden peripher gelegen.

Nur zwei Species bekannt; *Abyssascidia Wyvilli* aus dem südaustralischen Meere (42° 42′ s. Br., 134° 10′ östl. L.) und *Ab. pediculata* Sluiter aus dem malayischen Archipel. Tiefe: 2600 Faden resp. 304 m.

2. Gattung. *Corellascidia*, Hartmeyer, 1900.

Die Gattung wurde von Hartmeyer für eine nur in einem Exemplar erbeutete Monascidie aufgestellt, die typische Merkmale der beiden Gattungen *Ascidia* und *Corella* vereinigt zeigte. Körper etwa eiförmig, am hinteren, etwas zugespitzen Ende festgeheftet. Cellulosemantel dünn, aber ziemlich hart, ganz farblos und durchsichtig. Mantelgefässe vielfach verzweigt, aber nur rechtsseitig ausgebildet. Ingestionsöffnung gross und achtlappig, am vordersten Körperende gelegen; Egestionsöffnung dicht benachbart, sechslappig. Siphonen nur wenig hervorragend. Leibesmusculatur wenig entwickelt, fast ganz auf die Siphonen und das vorderste Viertel der linken Körperhälfte beschränkt. Tentakel einfach, fadenförmig, lang, aber in sehr spärlicher Anzahl (ungefähr acht) und in weiten Abständen voneinander stehend. Flimmergrube mit W-förmiger Oeffnung. Kiemen nicht gefaltet, sondern ziemlich glatt ausgespannt, äusserst zart und dünnwandig; Bau vereinfacht. Im primären Gitterwerk des Kiemendarmes fallen die mächtigen, wie es scheint durchaus gleichartigen Quergefässe auf, die in nicht ganz gleichmässigen Abständen verschieden geformte Papillen tragen. Innere Längsgefässe fehlen völlig, und da die grossen, rechteckigen Spalten nur durch äusserst feine interstigmatische Längsgefässe getrennt sind, ergiebt sich die äusserst leichte Zerreissbarkeit des Kiemendarms. Hartmeyer betrachtet die Papillen als die letzten Reste der geschwundenen inneren Längsgefässe. Zwischen zwei Papillen liegen gewöhnlich zwei bis drei feine interstigmatische Längsgefässe. Ein ähnlicher Bau des Kiemendarms findet sich bei manchen Tiefseeascidien und nach Traustedt an bestimmten Stellen des Kiemendarms bei *Rhodosoma pyxis*. Dorsalfalte sehr kurz, mit einer Reihe sichelförmiger Zungen. Darm rechts gelegen; Oesophagus rechtwinkelig geknickt, Magen fast kugelig. Mittel- und

Fig. 208.



Zwei Stücke aus der Kieme der *Corellascidia Herdmani*. (Nach Hartmeyer.) Circa $^{35}/_{1}$.
il = Interspiraculare Längsgefässe; *p* u. p_1 = verschiedene Papillenarten; *qg* = Quergefässe.

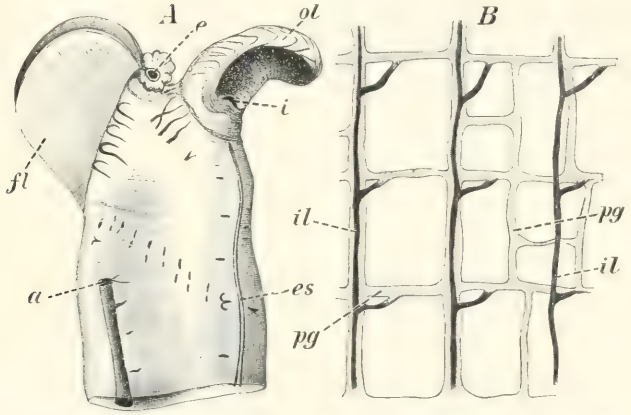
Enddarm bilden eine sehr grosse, fast kreisförmige Schleife. Die Geschlechtsorgane umspinnen einen Theil des Mitteldarms.

Nur eine Species (*Corellascidia Herdmani*) aus dem indischen Archipel (Molukkenstrasse bei Ternate) aus dem seichten Wasser bekannt.

3. Gattung. *Pterygascidia*, Sluiter, 1904.
(Taf. XLI, Fig. 10.)

Körper ziemlich lang gestielt; äusserer Cellulosemantel gallertartig, durchscheinend. Beide Körperöffnungen am Vorderende, nahe nebeneinander liegend, sehr eigenartig geformt. Ingestionsöffnung mit grosser, löffelförmiger, dorsal gelegener Oberlippe und kleiner, ventraler Unterlippe. Egestionsöffnung an der Dorsalseite, mit zwei grossen flossenartigen Anhängen, welche sich ein Stück auf die Rückenfläche des

Fig. 209.



A = Vorderer Körperabschnitt einer *Pterygascidia mirabilis*. $^3/_1$.
B = Stück aus dem Kiemensack.
a = After; *e* = Egestionsöffnung; *es* = Endostyl; *fl* = Flügelanhänge an der Egestionsöffnung; *i* = Ingestionsöffnung; *il* = innere Längsgefässe; *ol* = Oberlippe; *pg* = primäres Gitterwerk der Kieme.

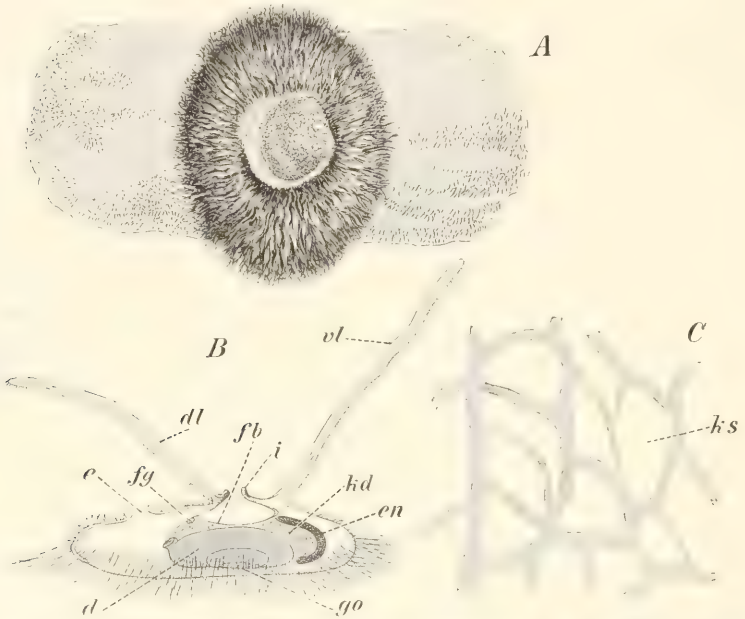
Körpers fortsetzen. Mundtentakel einfach, fadenförmig. Der Kiemendarm soll nach Sluiter ausschliesslich aus dem secundären Gitterwerk der inneren Quer- und Längsgefässe bestehen und keine eigentlichen Kiemenspalten besitzen, während ich aus der vom Entdecker gegebenen Abbildung (Textfig. 209 *B*) entnehmen zu müssen glaube, dass neben den inneren Längsgefässen das primäre Gitterwerk wohl erhalten, aber nur von besonders grossen, rechteckigen Perforationen durchbrochen ist. Dorsalfalte glattrandig. Darm eine einfache, langgestreckte Schlinge, fast ganz dorsal verlaufend: Magen klein, After glattrandig. Zwitterdrüse seitlich neben dem Magen, länglichrund: Ovarium central gelegen, peripher der gelappte Hoden.

Nur eine Species (*Pl. mirabilis*) in 13 Exemplaren aus dem niederländisch-ostindischen Archipel bekannt. 216 m Tiefe.

4. Gattung. *Dicopia*, Sluiter, 1905.

Körper in der Längsaxe comprimirt, so dass die Gestalt fast scheibenartig ($2^1/_2$ cm lang, 2 cm breit) erscheint. Zahlreiche, bis 14 mm lange Mantelfortsätze oder Filamente entspringen peripher an der Unterseite der Scheibe und sind zu einem breiten Kranz angeordnet: aber auch an fast

Fig. 210.



A = *Dicopia fimbriata*, von der unteren Seite gesehen. $^1/_1$. *B* = Schematischer Längsschnitt durch das Thier. *C* = Stück aus dem Kiemenkorb bei mässig starker Vergrösserung. (Nach Sluiter.)

d = Darmcanal; *dl* = Dorsallappen; *e* = Egestionsöffnung; *en* = Endostyl; *fb* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube; *go* = Gonaden, Zwitterdrüse; *i* = Ingestionsöffnung; *kd* = Kiemendarm; *ks* = Kiemenspalten; *vl* = Ventrallappen.

allen anderen Stellen der Körperoberfläche können kleine, etwa 1—$1^1/_2$ mm lange Fortsätze auftreten. Das auffallendste äussere Merkmal bilden zwei mächtige, $3^1/_2$—4 cm lange, lappenförmige Duplicaturen der Leibeswand, die Ausstülpungen der Peribranchialräume enthalten sollen. Der ventrale Lappen ist etwas grösser als der dorsale, und zwischen beiden liegt die grosse, schlitzförmige Ingestionsöffnung. Beide Lappen führen eine reiche Musculatur. Aeusserer Cellulosemantel dünn, glasig durchscheinend. Egestionsöffnung viereckig, vom Dorsallappen überdeckt. Mundtentakel fehlen. Der Kiemendarm besteht aus einem ganz unregelmässigen Netzwerk verschieden starker Balken, gleicht

also dem mancher anderen Tiefseeascidien (z. B. *Bathyoncus*, *Culeolus*, *Fungulus*). Die Praebranchialzone trägt kleine, kolbenförmige Papillen. Dorsalfalte soll gänzlich fehlen. Flimmergrube mit kleiner, kreisrunder Oeffnung; Neuraldrüse ventral und theilweise seitlich vom Ganglion gelegen. Verdauungstractus zu einem Nucleus zusammengeknäuelt. Zwitterdrüse links neben und zwischen dem Darm gelegen.

Im niederländisch-ostindischen Archipel in 1788 m Tiefe gedredscht. Nur eine Species (*Dicopia fimbriata*) in sechs Exemplaren bekannt.

6. Familie. Hypobythiidae (Herdman, 1882), Sluiter, 1900.

Die Tiefseegattung *Hypobythius*, die auf der Challenger-Expedition in zwei Exemplaren und zwei Species aufgefunden worden war, wurde von Herdman von allem Anfang an zu einer besonderen Subfamilie (*Hypobythiinae*) erhoben. Sluiter und Hartmeyer haben dieser Gruppe den Werth einer Familie zuerkannt, ohne ihren Umfang zu ändern. Andere Forscher dagegen haben den *Hypobythius* mit anderen Gattungen zu neuen Familien vereinigt: so stellte Lahille (1887) für die Gattungen *Hypobythius* und *Corynascidia* die Familie Corynascidiidae auf; zweifellos aber besteht zwischen beiden Gattungen keine so innige Beziehung, dass es gerechtfertigt wäre, beide Formen in dieselbe Familie zu bringen.

Die Familiendiagnose der Hypobythiidae lässt sich in folgender Weise darstellen:

Körper in einen becherförmigen Vorderleib und einen längeren oder kürzeren Stiel gesondert.

Cellulosemantel mit schildförmigen Verdickungen in der Ein- oder Mehrzahl.

Körperöffnungen beide kreisrund, ungelappt.

Kiemendarm von unregelmässigen Spalten durchbrochen, gerade verlaufende Quer- und Längsgefässe fehlen. Dorsalfalte eine glatte Membran.

Darm an der Dorsalseite der Kieme gelegen.

Geschlechtsorgane in der Darmschleife.

Nur eine Gattung, *Hypobythius*, aus grossen Tiefen bekannt.

Gattung. *Hypobythius*, Moseley, 1876.
(Taf. XXXIII, Fig. 6.)

Körper aus zwei ziemlich scharf gesonderten Abschnitten zusammengesetzt. Vorderleib becherförmig oder länglichrund, Hinterleib zu einem längeren oder kürzeren Stiel ausgezogen, dessen Ende sich zu einer Festheftungsscheibe erweitert. Cellulosemantel dünn und weich, ziemlich durchsichtig, bei *Hypobythius calycodes* mit zahlreichen (bei *H. Moseleyi* mit einer) plattenartigen Verdickungen versehen, die in regelmässiger Weise angeordnet sind. Ingestions- und Egestionsöffnung kreisrund,

umgeklappt. Kiemendarm ohne Längsfalten, ohne innere Längs- und Quergefässe. Nur an manchen Stellen scheinen seichte Undulationen der Kiemenwand angedeutet zu sein (*H. calycodes*); im Wesentlichen aber verläuft die Kieme glatt. Kiemenspalten rundlich, schlitzförmig, zum Theil auch bogenförmig, in Form und Grösse sehr variabel, ohne regelmässige Vertheilung, ohne Anordnung in Querreihen. Dorsalfalte eine glatte Membran, ohne Rippen und Zähne. Darm eine lange Schleife an der Dorsalseite der Kieme. Geschlechtsorgane in der Darmschleife gelegen.

Nur zwei Species (*H. calycodes* Mos., *H. Moseleyi* Herd.) in je einem Exemplar von der Challenger-Expedition aufgefunden, im Nordpacific in 2900 Faden Tiefe, im Südatlantic in 600 Faden Tiefe.

*II. Ordnung: Ptychobranchia.**) (Cynthiae, Heller.)

Auch die zweite Ordnung findet sich bereits in älteren Systemen als eine besondere Gruppe erwähnt. So hat Heller (1877), der die Verschiedenheit im Bau der Cynthien und Molguliden noch nicht so hoch anschlug, um eine Sonderung in zwei Familien vorzunehmen, alle die Formen, die hier in der zweiten Ordnung untergebracht sind, unter dem Namen Cynthiae zusammengefasst. Nur die Botrylliden hat er nicht in diese Gruppe gestellt, da ihm die hohe Uebereinstimmung des Baues mit seinen „Polycynthiae" entgangen war. Vollkommen entspricht aber die Ordnung Ptychobranchia der von Lahille „Stolidobranchiata" genannten Gruppe, besonders in dem Sinne, wie sie Sluiter definirt hat, denn beide umfassen dieselben fünf Familien: Styelidae, Botryllidae, Polystyelidae, Cynthiidae, Molgulidae. Es hätte also in dieser Beziehung der Name Stolidobranchia der Gruppe verbleiben können, um so mehr, als er ursprünglich als Ordnungsname von Lahille eingeführt worden war. Garstang und besonders Sluiter haben ihn aber, wie es auch jetzt zumeist üblich ist, nur im engeren Sinne, für eine besondere Abtheilung einer Unterordnung, angewendet, und dann wollte ich diesen Ordnungsnamen vermeiden, weil mit ihm die falsche Vorstellung verbunden ist, dass die inneren Längsgefässe der Stolidobranchier ganz andere Bildungen sind, als die der Phlebobranchier oder meiner ersten Ordnung, der Diktyobranchia. Das ist aber nicht der Fall, und die inneren Längsgefässe entstehen überall im Wesentlichen in der gleichen Weise. Ein Unterschied im Bau der Kiemen der beiden Ordnungen kann bei vielen Gattungen, aber durchaus nicht bei allen, auftreten, so dass damit kein allgemein gültiger principieller Gegensatz erscheint. Bei den höher organisirten und verwickelter gebauten Ptychobranchiern äussert sich

*) πτυχώδης faltenreich.

nämlich die Complication im Kiemenbau dadurch, dass meist sehr regelmässig angeordnete Längsfaltungen der gesammten Kiemenwandung auftreten, wodurch die athmende Oberfläche sehr erheblich vergrössert wird. Den niederen, an der Wurzel der Ordnung stehenden Formen fehlen solche Faltungen. Es scheint, dass diese Kiemenlängsfalten nicht nur einmal, sondern mehrmals selbstständig in den verschiedenen Familien aufgetreten sind.

Durch Knospung sind die Familien Botryllidae und Polystyelidae ausgezeichnet. Es handelt sich um palleale Knospung, die auf diese beiden Ascidiengruppen beschränkt ist und hier selbstständig entstanden sein dürfte.

1. Familie. Styelidae. (Herdman, 1881.) Sluiter, 1895.

Die Familie der Styelidae ist hervorgegangen aus Savigny's dritter Tribus der Gattung *Cynthia*, aus den Cynthiae styelae (vgl. p. 1151). Erst Herdman (1881) hat die hier in Rede stehenden Species und Gattungen zu einer einheitlichen höheren Gruppe zusammengefasst, der er freilich nur den Werth einer Subfamilie (Styelinae) beimass und die Stellung innerhalb der Familie der Cynthiidae anwies. Später hat dann Sluiter (1895) die Styelinae Herdman's, ohne den Umfang dieser Gruppe irgendwie zu ändern, zu einer besonderen Familie (Styelidae) erhoben und von den Cynthiidae ganz getrennt. In seinem System stellt er (1895) die beiden Familien der Styelidae und Cynthiidae nicht unmittelbar nebeneinander, sondern fügt zwischen sie die Familie der Polystyelidae ein, um damit zum Ausdruck zu bringen, dass zwischen dieser letzteren Gruppe und den Styelidae eine innigere verwandtschaftliche Beziehung besteht, als zwischen diesen und den Cynthiidae.*) Ich behalte hier die Familie der Styelidae in dem von Sluiter definirten Umfang bei, während ganz neuerdings sowohl Hartmeyer als auch Michaelsen dem Familienbegriff eine weitere Fassung gegeben haben, so dass er auch alle Polystyelidae umgreift. Diese Forscher theilen dann die Familie Styelidae in zwei Subfamilien: Styelinae und Polystyelinae (Polyzoinae): sie behalten also Herdman's Unterfamilie der Styelinae unverändert bei, trennen sie aber von den Cynthideen, um sie mit den Polystyelidae zur Familie der Styelidae zu vereinigen.

Ich schlage hier insofern ein ähnliches Verfahren ein, als ich ebenfalls die Styelidae in zwei Subfamilien eintheile. Diese beiden Unterfamilien decken sich aber durchaus nicht mit denen von Hartmeyer, sondern entsprechen beide zusammen nur dessen Subfamilie der Styelinae. Zu der Auflösung dieser zu einer Familie erhobenen Gruppe veranlasst

*) In seiner neuesten Bearbeitung der Siboga-Ascidien behält Sluiter (1904) diese Reihenfolge der Familien nicht bei, sondern lässt auf die Halocynthiidae sofort folgen die Styelidae, dann erst die Polyzoidae, Botryllidae, Bolteniidae, und schliesslich Molgulidae.

mich der eigenartige Bau der Gattung *Pelonaia*. Schon die ersten Untersucher der *Pelonaia* erkannten die wichtigsten Eigenthümlichkeiten dieser Ascidie, massen ihnen aber eine so hohe Bedeutung bei, dass sie diese Gattung als eine ganz selbstständige, im System isolirt stehende Gruppe betrachteten. Andererseits aber wurden meines Erachtens neuerdings die Besonderheiten im Bau der *Pelonaia* gegenüber den andern Styelidae unterschätzt, und die Uebereinstimmung ist keine so grosse, dass es mir gerechtfertigt erscheinen könnte, wie es seit Herdman (1891) allgemein üblich ist, die *Pelonaia* ohne weiteres als eine den andern Gattungen gleichwerthige Gruppe zu den Styelinae zu stellen. Daraus ergiebt sich für mich der Schluss, für die Gattung *Pelonaia* eine besondere Unterfamilie der Pelonaiinae zu gründen und dieser alle anderen Gattungen, die Herdman als Styelinae zusammengefasst hatte, unter Beibehaltung dieses Namens gegenüberzustellen.

Der wichtigste Unterschied der beiden Unterfamilien wird sich aus den folgenden Diagnosen klar ergeben. An dieser Stelle möchte ich nur kurz darauf hinweisen, dass bei den Pelonaiinen der Verdauungstractus nicht links neben dem Kiemendarm, sondern völlig hinter diesem gelegen ist. Von diesem Gesichtspunkte aus besteht zwischen den beiden Unterfamilien der Styelidae ein ähnlicher Unterschied, wie etwa zwischen *Ascidia* und *Ciona*, oder wie innerhalb der Synascidien zwischen den Gruppen der Holosomata und Merosomata bei der Herdman'schen Fassung dieser Begriffe. Dazu kommt ferner, dass der Kiemendarm der *Pelonaia* völlig glatt und faltenlos ist und nur regelmässig gestellte innere Längs- und Quergefässe führt.

Die Zahl der Gattungen, die zu den Styeliden in der hier beibehaltenen Sluiter'schen Fassung der Familie gehört, ist ziemlich bedeutend. Beschrieben wurden ungefähr $1^1/_2$ Dutzend Genera; freilich lassen sich manche davon nicht aufrecht erhalten und können auch hier von der weiteren Betrachtung ohne weiteres ausgeschieden werden. Es sind das die folgenden:

1. *Styeloides*. Unter diesem Gattungsnamen hatte Sluiter (1885) eine neue Styelide aus dem malayischen Archipel (Insel Billiton, 6 Faden Tiefe) beschrieben, die, im Uebrigen *Styela* oder *Polycarpa* ähnlich, sich dadurch eigenartig erwies, dass der gesammte Kiemendarm fehlte (daher die Speciesbezeichnung: *abranchiata*) und überdies auch der Darmtractus rückgebildet war. Später fand Sluiter (1895) nur die älteren Thiere seiner *Styela solvens* stets kiemendarmlos, während die jüngeren noch Bruchstücke der Kiemenwandung besitzen, die erst später gänzlich rückgebildet werden. Sluiter äusserte daher selbst die zweifellos richtige Ansicht, dass das Genus *Styeloides* als eine gut definirte Gruppe nicht weiter aufrecht erhalten werden könne, und dass es sich auch hier um eine secundäre, aus nicht näher bekannten Gründen erfolgte Rückbildung des ursprünglich vorhandenen Respirations- und Darmapparates einer echten *Styela* handelt.

2. *Alderia* Lahille 1887. Die von Lahille gegebene Diagnose dieser Gattung ist nur äusserst kurz gehalten, und das charakteristische Merkmal bezieht sich lediglich auf das Verhalten der Geschlechtsorgane: „organes reproducteurs pairs, polycarpes unisexués, ♀ et ♂ sans ordre." Mit dieser Beschreibung lässt sich um so weniger anfangen, als Lahille mit der Bezeichnung Polycarpen nicht nur die kleinen, rundlichen, säckchenförmigen Geschlechtsdrüsen belegt, sondern ebenso auch die langen, hermaphroditischen oder unisexuellen Drüsenschläuche nennt. Dazu kommt, dass nach Lahille auch die Gattung *Styela* „polycarpes unisexués" besitzen soll, und ich glaube daher, dass Herdman vollkommen im Recht ist, wenn er behauptet, dass *Alderia* von *Styela* nicht getrennt werden könnte.

3. *Clavelinopsis* Fewkes 1889. Für eine an der californischen Küste vorkommende Ascidie führte Fewkes den neuen Gattungsnamen *Clavelinopsis* (*rubra*) ein, durch den die systematische Stellung in der Nähe der *Clavelina* angedeutet wurde. Mit Recht hob aber bald darauf Herdman (1881) hervor, dass es sich um eine Clavelinide nicht handeln könne, er glaubte vielmehr aus der ungenügenden Beschreibung auf eine *Boltenia* schliessen zu dürfen. Ritter (1893) nahm eine Nachuntersuchung vor und gelangte bald zu der Ueberzeugung, dass die fragliche *Clavelinopsis* zweifellos zu den Styeliden gehöre und eine vielleicht noch unbeschriebene *Styela* sei. Bancroft (1899) erkannte, dass die Fewkes'sche Form identisch ist mit der bereits von Dall (1871) als *Cynthia montereyensis* beschriebenen Species, die aber zweifellos eine *Styela* ist. Damit verschwindet der Gattungsname *Clavelinopsis* aus den Listen.

Nach Ausscheidung der eben genannten Gattungen verbleiben noch mindestens zwölf, die sich auf die beiden Subfamilien, freilich ganz ungleichmässig, vertheilen.

Die Diagnose für die Familie der Styelidae deckt sich mit der Definition, die Herdman von der Subfamilie der Styelinae gegeben hat, und lässt sich etwa in folgender Weise geben:

Körper sehr verschieden geformt, meist ungestielt und mit dem Hinterende festgeheftet.

Beide Körperöffnungen fast immer mehr oder minder deutlich viergelappt, am oberen Körperende gelegen.

Cellusosemantel in der Regel lederartig und frei von Fremdkörpern.

Mundtentakel stets einfach und unverzweigt. Zuweilen ein Kranz feiner Cloakaltentakel vorhanden.

Flimmergrube sehr verschieden gestaltet.

Kiemendarm gewöhnlich jederseits mit vier Längsfalten versehen; sehr selten tritt noch eine fünfte rudimentäre Falte hinzu. Bei mehreren Species verschiedener Gattungen bleibt die Zahl der wahren Faltenpaare hinter vier zurück, und oft werden dann die wahren Falten durch „rudimentäre" Falten ersetzt. Sehr selten ist der Kiemensack völlig glatt und

auch mit rudimentären Falten nicht mehr versehen (*Pelonaia*). Kiemenspalten zumeist schlitzförmig oder rundlich längsgestreckt. Selten grosse Querschlitzspalten (*Bathystyeloides*) oder umfangreiche, durch enge Quergefässe getrennte, rechteckige Spalten (*Bathyoncus*) oder endlich gebogene Spiracula (*Glandula*).

Verdauungstractus liegt entweder ganz links vom Kiemendarm (Styelinae) oder hinter diesem im hintersten Körperabschnitt (*Pelonaia*) und bildet eine sehr verschieden geformte Schleife.

Geschlechtsdrüsen ausserordentlich mannigfaltig in Zahl, Grösse und Vertheilung, bilden ein sehr werthvolles Merkmal für die Beurtheilung der systematischen Stellung. Zumeist Zwitterdrüsen, doch gelegentlich auch Hoden und Ovarien ganz getrennt.

Endocarpen finden sich zumeist vor.

Die zahlreichen Gattungen, die in die Familie der Styelidae gehören, bringe ich in zwei, in Bezug auf ihren Umfang allerdings sehr ungleiche Subfamilien, die sich in folgender Weise kurz charakterisiren lassen:

Verdauungstractus links vom Kiemendarm gelegen . . 1. Subfam. Styelinae.
Verdauungstractus ganz hinter dem Kiemendarm gelegen 2. Subfam. Pelonaiinae.

1. Subfamilie. Styelinae, Herdman, 1881.

Die erste Subfamilie der Styelinae umfasst alle Styelidengattungen mit Ausnahme der *Pelonaia*, also gerade besonders die typischesten Gattungen der Familie. Die Diagnose dieser bedarf also nur einer kleinen Einschränkung, um für die Subfamilie zu gelten. Es scheiden aus die Thiere, bei denen der Verdauungstractus ganz hinter dem Kiemendarm gelegen ist, und deren Kiemensack gleichzeitig glatt und faltenlos ist.

Körper ausserordentlich verschieden gestaltet, gestielt oder ungestielt, zuweilen mit Sand und Fremdkörpern bedeckt.

Aeusserer Cellulosemantel vorherrschend nur mässig dick und lederartig, zuweilen knorpelig und mächtig.

Beide Körperöffnungen in der Regel vierlappig, zuweilen aber auch mit zahlreicheren Lobis versehen oder unregelmässig umgrenzt.

Mundtentakel stets einfach, unverzweigt.

Kiemendarm mit höchstens vier deutlichen Längsfalten jederseits, zuweilen noch eine fünfte rudimentäre Falte angedeutet.

In mehreren Fällen sind nur weniger als vier Faltenpaare wohl ausgebildet, die anderen rudimentär. Die Kiemenspalten sind fast immer längsschlitzförmig und stehen in regelmässigen Querreihen angeordnet. Selten erhalten sich die Spalten auf primitiverer Ausbildungsstufe in Form von langen Querschlitzen nach Art der Protostigmata (*Bathystyeloides*); bei einigen anderen Tiefseestyelinen (*Bathyoncus*) werden die Spalten sehr gross und bleiben nur noch durch sehr dünne Querbalken des primären Gitterwerkes der Kieme voneinander getrennt. Gebogene Spalten bei *Glandula?* Dorsalfalte eine glattrandige, glatte Membran oder gezähnt, gelegentlich auch gerippt.

Verdauungstractus fast immer ganz links vom Kiemendarm gelegen; zuweilen (*Styela cylindrica*) reicht der Kiemendarm nicht bis an das Hinterende des Körpers, und dann rückt ein Theil des Darmes hinter die Kieme (Uebergangsform zu *Pelonaia*). Form der Darmschleife sehr verschieden, bald weit offen (*Polycarpa*-Typus), bald sehr eng und fast ganz geschlossen (*Styela*-Typus). Magen gewöhnlich scharf abgegrenzt, häufig mit Längsfalten, oft auch mit deutlich hervortretendem Pylorusblindsack. Afterrand glatt oder gezähnt.

Geschlechtsdrüsen in der Regel auf beiden Körperseiten vorhanden, jederseits in der Einzahl, oder auch mehrere und selbst sehr viele. Entweder lange, schlanke Schläuche, oder rundliche Polycarpen. Vorherrschend Zwitterdrüsen, doch zuweilen auch männliche und weibliche Organe völlig voneinander getrennt. In manchen Fällen findet sich nur asymmetrisch auf der rechten Körperseite eine verzweigte Zwitterdrüse (*Dendrodoa*).

Endocarpen sehr häufig in geringerer oder grösserer Zahl und wechselnder Vertheilung vorhanden, zuweilen aber auch gänzlich fehlend. Selten Kalkspicula im Bindegewebe vorhanden.

Ich führe im Folgenden 11 Gattungen als gut gekennzeichnete an, möchte aber freilich nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, dass meines Erachtens eine Auflösung oder Umgruppirung der sehr umfangreichen Gattungen *Styela* und *Polycarpa* sich als nothwendig erweisen dürfte.

Kiemenspalten längsgestreckt, schlitzförmig.	Gonaden langgestreckt, paarig, nicht sehr zahlreich	*Styela.*
	Zahlreiche rundliche Zwitterdrüsen (Polycarpen)	*Polycarpa.*
	Jederseits 5 Polycarpen und 3—4 Kiemenfalten	*Monandrocarpa.*
	Rechts eine dendritisch verzweigte Drüse	*Dendrodoa.*
	Rechts langes, sackartiges Ovarium; zahlreiche Hodenfollikel mit mehreren Ausführungsgängen	*Styelopsis.*
	Links ca. 14 in einem Bogen angeordnete Säckchen	*Skaiostyela.*
	Gonaden getrenntgeschlechtlich. Links ♂, rechts ♀	*Heterocarpa.*
	Gonaden nur z. Th. getrenntgeschlechtlich. Links und rechts vorn ♂. Rechts hinten Zwitterdrüsen	*Stolonica.*
Kiemenspalten nicht längsschlitzförmig.	Spalten spiralförmig (?)	Rechts 5, links 3 Zwitterdrüsen *Glandula.*
	Spalten sehr gross rechtwinkelig, Gerüstwerk reducirt	Gewöhnlich jederseits 1 Gonade *Bathyoncus.*
	Spalten sehr lang schlitzförmig, aber quer gestellt	Jederseits 1 Zwitterdrüse *Bathystyeloides.*

1. Gattung. *Styela*, Mac Leay, 1824.
(Taf. XXVI, Fig. 1; Taf. XXXV, Fig. 9; Taf. XL, Fig. 13; Taf. XLI, Fig. 1, Fig. 5.)

Die Gattung *Styela* in ihrer jetzigen Fassung ist entstanden aus einem Theil von Savigny's dritter Tribus *Cynthia*, aus den Cynthiae styelae, und wurde zuerst von Mac Leay aufgestellt. Später erfuhr sie durch Heller (1877) eine wesentliche Einengung, indem nur die Species in ihr verblieben, deren Geschlechtsorgane in Form einfacher oder gelappter länglicher Schläuche erscheinen, die mit Polycarpen versehenen Arten aber als eine neue Gattung oder Subgattung *Polycarpa* abgetrennt wurden. Ein weiteres *Polycarpa* und *Styela* unterscheidendes Merkmal sollte darin bestehen, dass bei der letztgenannten Gattung der Darm eine enge, bei *Polycarpa* aber eine weite, offene Schlinge bildet. Dass dieses Merkmal nicht immer zutrifft, haben bereits Lacaze-Duthiers und Delage (1892) betont, haben aber trotzdem die von Heller vorgeschlagene Auflösung der alten Gruppe in die zwei Gattungen beibehalten. Sluiter dagegen fasst die Gattung *Styela* noch in dem alten, weiten Umfang und erkennt nicht die Abtrennung einer besonderen Gattung *Polycarpa* an. Es muss allerdings zugegeben werden, dass eine scharfe Abgrenzung der beiden Gattungen sich nur schwer ausführen lässt, nicht nur deshalb, weil die beiden obengenannten Merkmale, eine enge Darmschleife und längliche Geschlechtsschläuche, nicht immer zusammenfallen, sondern auch aus dem Grunde, weil sowohl zwischen einer weiten und typisch engen Schleife, als auch zwischen typisch schlauchförmigen Gonaden und rundlichen Polycarpen alle möglichen Zwischenformen vorkommen. Es giebt daher Styelidenspecies, bei deren Einordnung in die eine oder andere Gattung Zweifel auftauchen können.

Körper ausserordentlich variabel geformt, gewöhnlich mit dem Hinterende festgeheftet; dieses häufig in einen kürzeren oder längeren Stielabschnitt ausgezogen. Der Stiel tritt zuweilen nur als individuelle Variation auf (*Styela pinguis* Herd.) und wechselt bei den verschiedenen Individuen einer Species zuweilen sehr erheblich in Bezug auf seine Länge (*Styela Greeleyi* Ritter = *St. clavata* Pall. [?]). Die grösste Variabilität der Körperform zeigt vielleicht *Styela Loveni* Sars, von der Hartmeyer sechs verschiedene Formtypen unterschied und unter diesen neben ventral breit abgeflachten schildförmigen Individuen andere langgestreckte, am Hinterende gestielte Exemplare. Beide Körperöffnungen in ansehnlicher Entfernung von der Ursprungsstelle des Stiels, am oberen Ende gelegen, in der Regel vierlappig. Ausnahmsweise treten noch ein oder zwei accessorische Lappen hinzu (*St. convexa* Herd., p. 272). *St. grandis* Herd. hat acht Mundlappen und sechs Egestionslappen. Aeusserer Cellulosemantel gewöhnlich nur mässig dick und lederartig, doch zuweilen auch massiger und knorpelig. Oberfläche gewöhnlich, aber nicht immer, von Sand und Fremdkörpern frei, zuweilen (*St. pustulosa* Sluiter, *St. pro-*

funda Sl.) allseitig mit Haftfortsätzen bedeckt. An der Festheftungsstelle entspringen zuweilen starke Wurzelausläufer (*St. radicosa* Herd.) oder lange, fadenartige Fortsätze (*St. villosa*).

Mundtentakel einfach, unverzweigt, in wechselnder Zahl und Grösse. Selten (*St. reducta* Sl.) im Ingestionscanal kleine Tuberkel oder dreikantige Läppchen. Flimmergrube sehr verschieden, zuweilen complicirte Faltungen. Kiemendarm zumeist jederseits mit vier typischen Längsfalten, zuweilen noch eine rudimentäre fünfte (*St. bathybia*); häufiger aber eine geringere Zahl wahrer, wohlausgebildeter Falten: jederseits zwei oder drei (*St. squamosa, St. pusilla* Herd.). *St. reducta* Sluiter hat jederseits nur eine wohlausgebildete und drei rudimentäre Falten. Kiemenspalten längsschlitzförmig, in Querreihen stehend. Dorsalfalte meist eine glattrandige Membran, doch zuweilen auch mit gezähntem Rand versehen und gerippt. Darmschleife in der Mehrzahl der Fälle eine ziemlich enge, geschlossene Schleife, doch gilt dieses von Heller (1877) als charakteristisch hervorgehobene Merkmal durchaus nicht immer. So besitzen z. B. eine ganz weit offene, bogenförmige Darmschleife: *St. psammodes* Sl., *St. telyphanes* Sl., *St. macandria*. Fast ausnahmslos liegt die ganze Darmschlinge links neben dem Kiemendarm. Bei *St. cylindrica* Sluit. reicht dagegen die Kieme nicht bis an das hinterste Körperende, und der Oesophagus, Magen und der ganze hintere Intestinalbogen liegen hinter dem Kiemendarm, nur der Enddarm seitlich links und zum Theil dorsal von ihm. Der Magen stellt in der Regel eine deutlich hervortretende Erweiterung der Darmröhre dar und besitzt Längsfalten, zuweilen auch einen besonderen Pylorusblindsack, aber keine besonderen Leberlappen. Zuweilen aber ist der Magenabschnitt glatt, und selten tritt er als ein selbstständiger Intestinalabschnitt überhaupt nicht hervor. Afterrand sehr häufig gezähnt, öfters aber auch ganz glatt. Endocarpen meist vorhanden, in sehr wechselnder Zahl und Vertheilung; zuweilen fehlend. Selten Spicula im Bindegewebe (*Styela* oder *Polycarpa* [?] *albomarginata* Sl.).

Verhalten der Gonaden ausserordentlich mannigfach; als charakteristisch für die Gattung gelten paarige, langgestreckte, schlauchförmige Drüsen in mehr oder minder symmetrischer Anordnung links und rechts. Im einfachsten Fall jederseits eine Zwitterdrüse; daran schliessen sich an die Formen mit nur wenigen, rechts und links in gleicher oder verschiedener Anzahl vorkommenden Zwitterschläuchen, und den Beschluss machen die *Styela* mit relativ zahlreichen Gonadenschläuchen (etwa acht und mehr jederseits; vergl. oben, p. 618, 651 fg.). Zuweilen auch nur eine einzige Zwittergonade unsymmetrisch rechts entwickelt (*St. uniplicata* Bonnevie, *Styela rustica* = *Ascidia aggregata* Rathke, vergl. p. 647). Beide Species werden jetzt freilich von Hartmeyer (1903) zur Gattung *Dendrodoa* gerechnet, und ist das zutreffend, so wäre die Gattung *Styela* stets durch das Vorkommen von Gonadenschläuchen auf beiden Körperseiten gekennzeichnet. Zuweilen sind die Hoden und Ovarien nur sehr lose

zu einer Zwitterdrüse miteinander verbunden und bis zu einem gewissen Masse unabhängig voneinander (*Styela Lorenzi, St. rustica* L.).

Die Zahl der Species, die unter dem Gattungsnamen *Styela* beschrieben sind, beträgt viele Dutzende; darunter befinden sich allerdings sehr viele Synonyma. Hartmeyer nennt acht nordische Species, die bisher als ca. 14 verschiedene *Styela*-Arten gezählt wurden. Sluiter, der freilich die Gattung *Polycarpa* nicht als eine gute anerkennt und zu *Styela* rechnet, fand unter dem Siboga-Material, das aus dem niederländisch-ostindischen Archipel stammt, nicht weniger als 40 verschiedene Species, und unter diesen beschreibt er 23 als neu; bis auf 5 sind alle der genannten 40 Arten von ihm selbst zum Theil früher schon aufgestellt worden. Ein Beweis für den erstaunlichen Formenreichthum dieser *Styela-Polycarpa*-Gruppe!

In Bezug auf die geographische Verbreitung kann die Gattung unbedenklich als kosmopolitisch bezeichnet werden. Ebenso findet sie sich von der Oberfläche des Meeres an bis in sehr bedeutende Tiefen. Im arctischen Meer kommen mehrere Species in allen Tiefen von 0—500 und selbst 1000 m vor. *Styela bathybia* fand sich nur in 2195 m Tiefe, *Styela* (*Dendrodoa*) *uniplicata* nur in 761 m. Auch im antarctischen Meer kennt man einige *Styela* nur aus sehr bedeutenden Tiefen (*St. bythia, St. squamosa* Herd. 2600 Faden = 4750 m). Ebenso fand man auf der Challenger-Expedition im Südatlantic (37° 17′ s. Br.) in 600 Faden Tiefe (1090 m) *St. oblonga, St. flava, St. glans*, im Nordpacific *St. pusilla* in 3700 m Tiefe, freilich nur in je einem Exemplar, so dass damit das ausschliessliche Vorkommen dieser Arten in grossen Tiefen nicht als bewiesen angesehen werden kann. Jedenfalls bieten die bisher nur im Tiefseewasser gefundenen *Styela* keinerlei Organisationseigenthümlichkeiten gegenüber den Flachwasserformen dar. Dasselbe gilt auch von den in den tropischen Meeren gefundenen Tiefseespecies (*St. Braueri* Mich. in 750 m, *St. profunda* Sluit. 959 m).

2. Gattung. *Polycarpa*, Heller, 1877.

(Taf. XXVI, Fig. 13; Taf. XXXV, Fig. 11, 12; Taf. XL, Fig. 15.)

Heller vereinigte 1877 eine Anzahl Species, die bis dahin zu *Styela* gestellt worden waren, unter dem neuen Gattungsnamen *Polycarpa*. Als typische Art dieser Gruppe bezeichnet er die *Cynthia polycarpa* Savigny, die den Namen *Polycarpa varians* erhält. Die Gründung der neuen Gattung lässt sich also im Wesentlichen darauf zurückführen, dass eine der alten Species von Savigny (1816) zu einer Gattung erhoben und erweitert wird. Als charakteristische Merkmale von *Polycarpa* gegenüber *Styela* werden zwei hervorgehoben: 1) Die Geschlechtsorgane bilden zahlreiche, mehr oder weniger regelmässig angeordnete, rundliche oder längliche Säckchen; 2) der Darm stellt eine weite, nach innen offene Schlinge dar. Dass dieses Verhalten der Darmschleife kein allgemein gültiges ist,

haben bereits Lacaze-Duthiers und Delage (1892) bemerkt, denn ihre *Polycarpa comata* besitzt eine genau ebenso geschlossene Darmschlinge, wie sie nur die Gattung *Styela* auszeichnen sollte, und so bleibt als das einzige durchgreifende Merkmal nur der Bau der Geschlechtsorgane (Polycarpen) übrig. Es lässt sich aber wohl denken, dass bei der ausserordentlichen Mannigfaltigkeit der Form, Grösse und Zahl der Geschlechtsdrüsen zwischen den beiden verschiedenen Typen der Organe, zwischen länglichen Gonadenschläuchen und rundlichen Polycarpen, alle möglichen Uebergangsformen vorkommen, so dass die Einordnung einer fraglichen Species in diese oder die andere Gattung lediglich auf Grund der Beschaffenheit der Gonaden in verschiedener Weise vorgenommen werden könnte. Das bestimmte denn auch Sluiter dazu, die Gattung *Polycarpa* als eine gute nicht anzuerkennen.

Körperform sehr mannigfach. Das festgeheftete Hinterende häufig in einen längeren oder kürzeren Stielabschnitt ausgezogen. Sehr auffallende individuelle Unterschiede der Körperform (*P. viridis* Herd., *P. tenera* Textfig. 23, p. 173). *Polycarpa pomaria* Sav. hält Hartmeyer für so ausserordentlich variabel, dass er dieser Species auch die *P. varians* Heller und *P. tuberosa* Mac Gillivray zurechnet. Beide Körperöffnungen am oberen, freien Ende gelegen, gegenüber dem Stielursprung, fast immer vierlappig (Ingestionsöffnung achtlappig, vier grosse und vier kleine Lobi, bei *P. irregularis*). Aeusserer Cellulosemantel zeigt die gleichen Verschiedenheiten wie *Styela*; ebenso Mundtentakel, Flimmergrube und Kiemensack. Die Zahl der Längsfalten der Kieme beträgt zwar in der Regel jederseits vier, zuweilen aber (*P. spongiabilis* Traust., *P. obtecta* Tr.) entwickelt sich rechts eine fünfte Falte, oder es treten jederseits nur zwei oder drei auf, oder alle Falten werden rudimentär (*P. simplex* Herd., *P. minuta* Herd.). Darmschleife links neben dem Kiemendarm gelegen, zumeist ziemlich weit offen, doch zuweilen auch eng oder geschlossen, ganz so wie der typische *Styela*-Darm. Nach Heller's Diagnose sollte der Magen nur innen gefaltet, an der Aussenfläche aber glatt sein, doch trifft dieses Merkmal häufig ebensowenig zu, wie bei *Styela*, indem auch äussere Längsfalten auftreten und gelegentlich ein besonderer Magenabschnitt überhaupt nicht abgegrenzt erscheint. Afterrand glatt oder gezähnt. Endocarpen scheinen zuweilen zu fehlen; selten Spicula im Bindegewebe (*P. minuta* Herd.).

Gonaden in Form von zwitterigen, rundlichen Polycarpen bilden das charakteristischste Gattungsmerkmal; in grösserer Zahl jederseits vorhanden. Bei *P. varians* wachsen die Polycarpen zu ansehnlich langen, verzweigten Schläuchen aus, die sich stellenweise untereinander verbinden. Zuweilen geschwänzte Larven im Peribranchialraum (tropische *P. nutrix* Sl.).

Die Zahl der Species ist eine sehr bedeutende; schon 1891 führte Herdman ungefähr 60 gute Arten der Gattung *Polycarpa* auf, und seither hat diese Zahl noch wesentliche Bereicherung erfahren. Andererseits hat es sich allerdings auch herausgestellt, dass viele Speciesnamen synonym

sind, und Hartmeyer erkennt nur zwei gute arctische *Polycarpa*-Arten an, obwohl diese unter mehr als einem Dutzend verschiedener Namen beschrieben worden waren.

Die Gattung *Polycarpa* ist in allen Meeren verbreitet, bevorzugt aber das seichte Wasser. Von den beiden nordischen Arten findet sich die eine bereits in den oberflächlichen Schichten, steigt aber bis zu 250 Faden herab (*P. pomaria*), während die andere (*P. libera*) erst unterhalb 65 m Tiefe vorzukommen scheint und noch in 836 m Tiefe gefunden wurde. *P. aspera* Herd. wurde bisher allerdings nur in der bedeutenden Tiefe von 600 Faden (= ca. 1100 m) an der Ostküste von Südamerika (zwischen 37° und 38° s. Br.) gedredscht, zeigt aber den Flachwasserformen gegenüber keinerlei Besonderheiten des Baues.

3. Gattung. *Monandrocarpa*, Michaelsen, 1903.

Wenn ich diese Gattung zu den Styelinen stelle, fällt es mir schwer, die Berechtigung des neuen Namens zuzugeben. Ich sehe in der That kein einziges Merkmal, das eine scharfe Trennung von der Gattung *Polycarpa* gestatten möchte. Wenn auch Michaelsen hervorhebt, dass *Monandrocarpa* einen Pylorusblindsack besitzt, der *Polycarpa* stets fehlt, so könnte ich, selbst wenn diese Voraussetzung richtig wäre, diesem Gebilde eine solche Bedeutung nicht beimessen, um daraufhin eine neue Gattung aufzustellen. Dazu kommt, dass Lacaze-Duthiers und Delage ausdrücklich die Gegenwart eines „caecum pylorique" für *Polycarpa varians*, *P. rustica* und *P. tuberosa* festgestellt haben. Es scheint mir aber gerade der Aufgabe, die diesem Werke gestellt ist, zu entsprechen, wenn ich auch diese Gattungsdiagnose hier anführe.

Körperform flach oval, das Thier mit der ganzen Ventralseite festgewachsen. Knospung nicht beobachtet; daher stellt Michaelsen die Gattung nicht ohne allen Vorbehalt zu den Polystyelidae (Polyzoinae). Körperlänge ca. 8 mm. Cellulosemantel knorpelig hart, vollständig mit Sand incrustirt. Siphonen fehlen; Körperöffnungen unscheinbar, Ingestionsöffnung vierlappig (?), Egestionsöffnung einfach lochförmig (?). Mundtentakel einfach, verschieden lang, ca. 48 an Zahl; fadenförmige Atrialtentakel vorhanden, ca. 20. Flimmergrube einfach becherförmig. Kiemensack jederseits mit drei oder vier (?) Längsfalten, deren jede vier bis sieben innere Längsgefässe trägt. Die zwischen den Falten gelegenen Kiemenzonen ohne innere Längsgefässe. Parastigmatische Quergefässe fehlen (deutet wohl darauf hin, dass das Thier sein Wachsthum vollendet hat). Dorsalfalte glatt und glattrandig. Darm links gelegen, eine einfache, geschlossene Schlinge. Magen längsgefaltet, mit Pylorusblindsack und Magenrinne. After zweilippig, mit umgeschlagenem Rand und nur zwei Einkerbungen. Jederseits circa fünf zwitterige Polycarpen, von denen jedes annähernd kugelförmig ist und aus einer halbellipsoiden Hodenblase und einem compacten Ovarium besteht.

Nur eine Species (*Monandrocarpa tritonis*) in einem Exemplar aus dem Capmeer bekannt. 100 m Tiefe.

4. Gattung. *Dendrodoa*, Mac Leay, 1824.
(Taf. XXXV, Fig. 10; Taf. XL, Fig. 3, 14; Taf. XLI, Fig. 2.)

Mac Leay hatte im Jahre 1824 diese neue Gattung für eine nordische Monascidie aufgestellt, die nur ein einziges, dendritisch verzweigtes Geschlechtsorgan auf der rechten Körperseite trug. Die Gattung gerieth bald in Vergessenheit und wurde zumeist als gültig nicht anerkannt; die fraglichen Arten wurden gewöhnlich der Gattung *Styela* zugezählt, und erst in den letzten Jahren führten Hartmeyer und Ritter den Nachweis, dass *Dendrodoa* eine gute Gattung ist.

Körper variabel geformt, kugelig bis deutlich cylindrisch; zuweilen (*Dendrodoa arctica*) deutlich gestielt, häufiger nur an der Basis ein wenig stielartig verschmälert. Die Individuen sind öfter zu umfangreichen Aggregationen verbunden, und dadurch erscheint die Körperform beeinflusst. Cellulosemantel von wechselnder Dicke, häufig gefurcht und gerunzelt, zuweilen mit buckelförmigen Erhebungen (*D. tuberculata*), mehr oder minder undurchsichtig. In- und Egestionsöffnung meist am Vorderende nahe nebeneinander gelegen, vierlappig. Kiemendarm mit vier Längsfalten jederseits; diese können aber alle, mit Ausnahme der ersten dorsalen Falte rechts oder links, rudimentär werden, d. h. durch eine Anzahl dichter nebeneinander liegenden inneren Längsgefässe vertreten sein. Kiemenspalten längsschlitzförmig. Dorsalfalte glattrandig. Darmschlinge links gelegen. Magen mit Längsfalten. Magenrinne und Pylorusblindsack. Afterrand zweilippig. Geschlechtsorgane eine mehr oder minder reich verzweigte, rechts gelegene Zwitterdrüse. Rechnet man mit Hartmeyer *Styela uniplicata* Bonnevie hierher, so muss die Diagnose in Bezug auf das Geschlechtsorgan dahin erweitert werden, dass dieses auch ein langes, unverzweigtes Gebilde darstellen kann, das durch Einschnürungen in eine Reihe hintereinander gelegener Abschnitte gegliedert ist.

Bekannt sind acht Arten, die alle in den arctischen oder den nördlich-gemässigten Meeren vorkommen. Sie leben hier vorwiegend in mässigen Tiefen, steigen aber auch von 10 m Tiefe bis zu 500 hinab (*Dendrodoa aggregata* Rathke). *Dendrodoa uniplicata* ist bei Westspitzbergen nur in 761 m Tiefe gefunden worden.

5. Gattung. *Styelopsis*, Traustedt, 1882.
(Taf. IX, Fig. 5 u. 6.)

Das charakteristischste Gattungsmerkmal, das eine scharfe Sonderung von allen andern Styelidae ermöglicht, liegt im Geschlechtsapparat. Dieser ist nur einseitig rechts entwickelt, an der der Darmschleife gegenüberliegenden Seite, und besteht bei *Styelopsis grossularia* aus einem einheit-

lichen grossen Ovarium und sehr zahlreichen, dieses umgebenden Hodenlappen, die durch mehrere getrennte Ausführungsöffnungen in den Peribranchialraum münden. Die Auflösung des einheitlichen Zwitterapparates in mehrere gesonderte erstreckt sich demnach nur auf den männlichen Drüsentheil. Neuerdings hat Sluiter eine zweite Species (*St. scaevola*) aus dem indischen Archipel beschrieben, deren Geschlechtsapparat nicht unerhebliche Verschiedenheiten darbietet, so dass die Gattungsdiagnose verändert werden muss, wenn die Zusammenfassung beider Arten in derselben Gattung aufrecht erhalten werden soll. Die Auflösung des einheitlichen Zwitterapparates in zahlreiche getrennte Drüsen ist hier vollzogen, denn es finden sich 14 gesonderte Geschlechtssäckchen, welche — dem Laufe des Darmes folgend — in einem Bogen angeordnet sind und ausschliesslich auf der linken Seite liegen. Jede Drüse dieser *Stylopsis* besteht aus einem centralen Ovarium und dem peripheren Hoden. Auch in anderer Beziehung unterscheiden sich die beiden Arten recht erheblich voneinander. Cellulosemantel stets dünn, bei der ersteren, glatt mit Mantelgefässen versehen, bei der letzteren ganz mit Sand und Muschelfragmenten incrustirt. Ingestionsöffnung bei *St. grossularia* vierlappig, bei *St. scaevola* achtlappig (vier grosse und vier kleine Lappen). Egestionsöffnung vierlappig. Kiemendarm mit in Querreihen angeordneten schlitzförmigen Spalten; innere Längsgefässe ohne Papillen. Nur eine sogen. Längsfalte rudimentär erhalten, entweder dorsal rechts (*St. grossularia*), oder dorsal links (*St. scaevola*). Andere Falten können ganz unvollständig angedeutet sein. Dorsalfalte ohne Zungen und Rippen, ganz glatt und straff oder leicht gewellt. Flimmergrube einfach länglichrund (*St. gross.*) oder hufeisenförmig (*St. scaev.*). Darmschleife einfach, links gelagert. *Stylopsis grossularia* mit Brutraum, in welchem die Entwickelung bis zur geschwänzten Larve erfolgt.

Die hervorgehobenen Unterschiede scheinen mir bedeutend genug zu sein, um für die *Stylopsis scaevola* die Aufstellung einer besonderen Gattung zu rechtfertigen und sie von *Stylopsis* abzutrennen. Bereits Sluiter äusserte sich dahin: „Es ist nur mit grossem Zweifel, dass ich diese Art zu der Traustedt'schen Gattung *Stylopsis* bringe, da hiermit die Gattungsdiagnose beträchtlich geändert werden muss."

Nach Ausscheidung dieser neuen Form stellen sich die wesentlichsten Merkmale der Gattung *Stylopsis* in folgender Weise dar:

Körper zeigt ausserordentlich reiche individuelle Variationen der Gestalt: kugelig oder lang cylinderisch und dann am Hinterende festgeheftet. Cellulosemantel dünn, aber undurchsichtig, mehr oder minder ausgesprochen roth gefärbt; spärlich verzweigte Mantelgefässe. In- und Egestionsöffnung vierlappig. Mundtentakel von verschiedener Länge, fadenförmig. Kiemensack ohne wahre Längsfalten. Nur dorsal rechts liegen die drei bis sechs ersten inneren Längsgefässe dichter nebeneinander und werden als eine unvollkommen ausgebildete Längsfalte

gedeutet. Zuweilen scheinen noch an andern Stellen (drei auf der rechten, vier auf der linken Seite) die inneren Längsgefässe dichter nebeneinander liegen zu können, so dass man eine ursprünglich mit vier Längsfalten jederseits ausgezeichnete Stammform angenommen hat. Innere Längsgefässe stets ohne Papillen. Dorsalfalte ganz glatt und straff ausgespannt oder leicht gewellt. Darmschlinge links gelegen. Magen mit tiefen Längsfalten, Magenrinne und Pylorusblindsack. Zwitterdrüse langgestreckt rechts gelegen, dem Darm gegenüber. Embryonen und Larven im Brutraum.

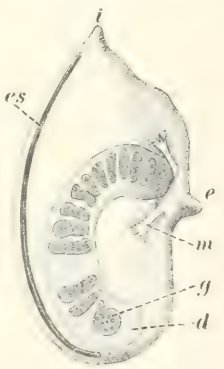
Die Gattung ist *Dendrodoa* zweifellos nah verwandt. Ich möchte mich aber an dieser Stelle noch nicht dazu entschliessen, wie es von anderer Seite bereits geschehen ist, den Namen *Stylopsis* zu streichen und die Art als *Dendrodoa grossularia* zu bezeichnen.

Nur eine Species (*Stylopsis grossularia* P. J. Van Beneden) aus den nordwesteuropäischen Meeren. Unmittelbar an der Oberfläche gewöhnlich nur spärlich, am häufigsten zwischen 10—50 m; scheint unterhalb 80—100 m nicht mehr vorzukommen.

6. Gattung. *Skaiostyela*, Sluiter, 1904.

Nach der Einschränkung, die die Gattung *Stylopsis* erfahren hat, erscheint es nothwendig für Sluiter's *Stylopsis scaevola* eine neue Gattung zu bilden. In der Voraussicht, dass eine solche Sonderung werde eintreten müssen, hat Sluiter bereits den Namen *Skaiostyela* in Vorschlag gebracht. Allerdings sollte es sich dabei nur um ein Subgenus handeln, denn Sluiter wünschte dieses, sowie auch *Stylopsis* und *Dendrodoa*, als drei Untergattungen der Gattung *Styela* anzureihen.

Fig. 211.



Skaiostyela scaevola, von links gesehen. (Nach Sluiter.) *d* = Darmschlinge; *e* = Egestionsöffnung; *es* = Endostyl; *g* = Geschlechtssäckchen; *i* = Ingestionsöffnung; *m* = Muskelband.

Körper kugelähnlich. Cellulosemantel sehr dünn, mit Fremdkörpern, Sand und Muschelschalenfragmenten incrustirt. Ingestionsöffnung achtlappig, vier grosse und vier kleine Lobi abwechselnd. Egestionsöffnung vierlappig. Musculatur der Leibeswandung asymmetrisch, rechts viel stärker entwickelt als links. Kiemensack mit einer Längsfalte dorsal links. Innere Längsgefässe stark hervortretend, ohne Papillen. Dorsalfalte schmal und glattrandig. Flimmergrube klein und hufeisenförmig. Darm links gelegen, eine einfache Schleife. Geschlechtsorgane nur links ausgebildet als 14 gesonderte Säckchen, die, dem Laufe des Darms folgend, im Bogen angeordnet sind. Jedes Säckchen eine Zwitterdrüse; Ovarium central, Hoden peripher.

Nur eine Species (*Skaiostyela scaevola*) in einem Exemplar aus dem niederländisch-ostindischen Archipel bekannt. Tiefe 32 m.

7. Gattung. *Heterocarpa*. Lacaze-Duthiers und Delage, 1892.
(Taf. IX, Fig. 7.)

Lacaze-Duthiers und Delage haben den neuen Gattungsnamen für eine schon Alder (1863) bekannte Species eingeführt, die anfangs zur Gattung *Cynthia*, dann zu *Styela* oder *Polycarpa* gerechnet wurde. Das bestimmende Merkmal, das sie zur Aufstellung einer neuen Gattung veranlasst hat, besteht in einer Eigenthümlichkeit des Geschlechtsapparates: die zahlreichen Geschlechtsorgane (Polycarpen) sind im Gegensatz zu denen der Gattung *Polycarpa* getrenntgeschlechtlich, und zwar liegen die Hoden auf der einen, die Ovarien auf der andern Seite. Unter den zu *Polycarpa* gezählten Formen besitzt *P. Sluiteri* Herdm. getrenntgeschlechtliche Polycarpen, aber die weiblichen Bläschen und die gelappten Hoden liegen immer nahe beieinander, so dass ein jederzeit leicht nachweisbarer Unterschied zu *Heterocarpa* besteht.

Die Individuen bilden ausgedehnte Aggregationen und können im Bereiche der ganzen hinteren Körperhälfte mit ihren äusseren Cellulosemänteln verwachsen sein, sodass dicke krustenförmige Colonien vorgetäuscht werden. Einzelthiere mehr oder minder ausgeprägt cylindrisch. Hinterende gewöhnlich auf steiniger Unterlage festgewachsen; vorn, dicht benachbart, die beiden Siphonen mit viereckiger In- und Egestionsöffnung. Farbe zumeist dunkelroth, blutroth, bei manchen Thieren orange. Grösse stets gering, 5—7 mm lang. Tentakel einfach, von zweierlei Grösse, 28—30 an Zahl.

Kiemendarm jederseits mit drei rudimentären Längsfalten, d. h. an sechs Stellen liegen die inneren Längsgefässe dichter nebeneinander, als in den Zwischenzonen. Quergefässe sehr deutlich; Kiemenspalten längsschlitzförmig. Dorsalfalte eine hohe, glatte Membran, leicht gewellt. Darmtractus eine kurze, aber dicke, weit offene Schleife. Magen längsgefaltet, mit Magenrinne und Pylorusblindsack; Anusrand trompetenförmig erweitert, glatt. Männliche und weibliche Geschlechtsorgane getrennt, in grösserer Zahl rechts und links als unregelmässige Gruppen gelegen. Rechts 8—10 Ovarien, links ungefähr gleichviele Hoden. Hoden sind ovale, orangefarbene Körper mit langem, fadenförmigem Vas deferens; Ovarien kugelig, intensiv roth, mit breitem Oviduct, dessen Mündung sich trompetenförmig erweitert. Zahlreiche Parietalbläschen.

Nur eine Species (*Heterocarpa glomerata* Alder) an der Westküste Europas, Mittelmeer bei Marseille, vorwiegend in 25—60 m Tiefe.

8. Gattung. *Stolonica*, Lacaze-Duthiers und Delage, 1892.
(*Thylacium*, Carus, 1850.)
(Taf. IX, Fig. 4.)

Nicht ohne jedes Bedenken setze ich die Gattung *Stolonica* an diese Stelle des Systems. Es scheint mir, trotz der bestimmten Versicherung von Lacaze-Duthiers und Delage, durchaus nicht ganz sicher zu

sein, dass es sich wirklich um eine knospende, coloniebildende Ascidie handelt. Wäre das der Fall, so müsste die *Stolonica* besser zu den *Polystyelidae* gestellt werden. Ascidienaggregationen sind bereits so oft für echte Stöcke gehalten worden, dass Vorsicht stets geboten erscheint. Es sei hier nur daran erinnert, dass Carus auch die *Styelopsis* für eine stockbildende Ascidie angesehen und mit der *Stolonica* zu einem neuen Genus „*Thylacium*" vereinigt hat. Die Knospung der *Stolonica* müsste, wenn es sich wirklich um eine Polystyelide handelte, palleal sein, aber gewöhnlich bilden sich die pallealen Knospen unmittelbar neben und an dem Mutterthier und nicht in weiterer Entfernung an den Enden langer Stolonen. Völlig ausgeschlossen erscheint freilich eine solche Bildungsweise nicht, denn auch bei Botrylliden entwickeln sich gelegentlich, wie Bancroft nachgewiesen hat (p. 1012), die Knospen weit ab vom Mutterthiere an stoloartigen Auswüchsen.

Die orangefarbenen Einzelthiere bilden Cormen, die an sociale Ascidien (*Perophora*) erinnern. Die Knospen (?) entstehen an langen, wurzelförmigen Stolonen, doch ist der Knospungsmodus bislang nicht genau untersucht. Einzelthiere länglichrund bis cylindrisch, 15—20 mm lang. Stolonen entspringen am Hinterende; vorn, dicht nebeneinander, die beiden kurzen Siphonen. In- und Egestionsöffnung vierlappig im vollständig geöffneten Zustand nahezu kreisförmig und glattrandig. Cellulosemantel glatt und sehr dünn, nur im hinteren Abschnitt häufig mit Sand und andern Fremdkörpern bedeckt. Mundtentakel einfach zapfenförmig (25—30 an Zahl). Kiemendarm meist mit fünf Längsfalten (links zwei, rechts drei), selten symmetrisch mit vier oder sechs (jederseits zwei oder drei). Spalten und Gefässe wie bei der Gattung *Styela*. Darmschleife nicht ganz geschlossen, ansehnlich lang, fast ganz quer gelagert; nur das lange Rectum verläuft vertical. Magen eiförmig, mit Längsfalten, Magenrinne und Pylorusblindsack. Anusrand trichterförmig erweitert. Das charakteristischste Merkmal sind die Geschlechtsorgane. Links und rechts je eine Reihe kleiner, getrennter Drüsen. Links vom Endostyl circa 1—1 $^1/_2$ Dutzend sternförmige Hoden mit je einem langen Vas deferens. Diese Reihe setzt sich auf die Dorsalseite fort und begleitet dort das Intestinum. Rechts vorn, so wie auf der ganzen linken Seite sternförmige männliche Polycarps, hinten eine Anzahl zwitteriger Drüsen, die aus gelapptem Hoden und einem kugeligen Ovarium mit kurzem, aber sehr weitem, trompetenartigem Oviduct bestehen. In den Zwitterdrüsen reifen zuerst die Hoden, später erst die wenigen (1—3) Eier. Die Entwickelung bis zur freischwimmenden Larve erfolgt im Brutraum des Mutterthieres. An der Innenseite der Leibeswand ovale Parietalbläschen.

Nur eine Species an der englischen und nordwestfranzösischen Küste, 20—60 m Tiefe. Carus (1850) hat die Art als *Thylacium aggregatum* kurz beschrieben. Wenn er vielleicht auch den Speciesnamen *aggregatum* auf Grund einer nicht ganz zutreffenden Voraussetzung gewählt haben

mag, so sehe ich doch keine triftige Veranlassung, den Namen zu streichen und, wie Hartmeyer (1903) vorgeschlagen und Michaelsen (1904) bereits beigestimmt hat, die neue Speciesbezeichnung *socialis* anzuwenden. Die Priorität als Gattungsname besitzt zweifellos *Thylacium* Carus vor *Stolonica* Lac. und Del.

9. Gattung. *Glandula*, Stimpson, 1852.

Die Gattung *Glandula*, die Stimpson für einige an der Ostküste Nordamerikas vorkommende Arten aufgestellt hatte, sollte gewisse Merkmale, die sonst die Molgulidenkieme auszeichnen, mit einem vorherrschenden Styelinentypus vereinigt zeigen. Daher hat auch Herdman (1880) zuerst noch diese Gattung zu den Molguliden und erst später (1882) zu den Styelinen gestellt, indem er anfangs der Beschaffenheit und Anordnung der Kiemenspalten die grösste Wichtigkeit beimass. Verwechselungen mit anderen Gattungen sind mehrfach vorgekommen, und es wurden als *Glandula* solche Arten beschrieben, die zu ganz anderen Gattungen und zum Theil auch zu anderen Familien gehörten. So sind die von Sars (1858) als *Glandula glacialis* und *Gl. tubularis* angeführten Arten in Wirklichkeit der *Microcosmus glacialis* und die *Polycarpa libera* Kjaer. Die *Euggra glutinans* hielt Packard für eine *Glandula*, und N. Wagner die später von Hartmeyer (1903) *Molgula Wagneri* benannte Form für die *Glandula fibrosa* Stimps.

Bei der nachfolgenden Gattungsdiagnose halte ich mich ganz an Herdman (1891), da ich in die betreffenden Abhandlungen von Stimpson und Verrill jetzt keine Einsicht nehmen konnte.

Körper kugelähnlich, mit Sand bedeckt und lose im Untergrund steckend. Beide Körperöffnungen vierlappig. Mundtentakel einfach. Kiemensack jederseits mit vier Längsfalten. Kiemenspalten gebogen und in länglichen Spiralen (?) stehend (arranged in elliptic groups round centres), deren Centra in Längsreihen angeordnet sind (*Euggra*-ähnliche Kiemenspalten?). Dorsalfalte eine glattrandige Membran. Darmcanal links neben der Kieme gelegen. Geschlechtsdrüsen an beiden Körperseiten gelegen, längliche Schläuche darstellend. Rechts fünf, links drei Gonaden vorhanden.

Die wenigen (3) Species, die von Verrill und Stimpson an der Ostküste Nordamerikas aufgefunden und unter verschiedenen Speciesnamen beschrieben worden sind, gehören vielleicht nach Herdman nur ein und derselben Art an. Möglicher Weise beruhen aber auch alle Angaben über das Vorkommen von *Glandula* auf irrthümlichen Deutungen, und es giebt überhaupt keine Styelinengattung mit gebogenen und spiraligen Kiemenspalten.

10. Gattung. *Bathyoncus*, Herdman, 1882.

(Taf. XXXV, Fig. 7; Taf. XLI, Fig. 3.)

Die Gattung *Bathyoncus* wurde von Herdman für ein einziges Styelidenexemplar aufgestellt, das auf der Challenger-Expedition in be-

deutender Meerestiefe gedredscht worden war. Später fanden sich noch im Challenger-Material zwei weitere Species, auch nur in je einem Exemplar, und neuerdings hat Michaelsen (1904) zwei neue, auf der deutschen Tiefsee-Expedition wiederum nur in je einem Exemplar erbeutete Species unter demselben Gattungsnamen beschrieben. Die Unterschiede im Bau dieser fünf Formen sind so bedeutend, dass — unter der Voraussetzung, dass sich die bisher vorliegenden Angaben der Autoren bestätigen — eine Zusammenfassung der fraglichen Arten zu einer Gattung meines Erachtens nicht recht statthaft erscheint. Ich glaube vielmehr, dass diese Gruppe keine einheitliche und natürliche ist, und dass mehrere ihrer Species in einer selbstständigen und unabhängigen Weise in Anpassung an die Lebensweise in der Tiefsee von ganz verschiedenen Vorfahrenformen aus entstanden sind. *Bathyoncus mirabilis* Herd. unterscheidet sich im Bau des Darmtractus von allen anderen, und die Unterschiede sind so gross, dass sie in allen anderen Ascidiengruppen zur Aufstellung verschiedener Gattungen Veranlassung sein würden. Auch die beiden von Michaelsen beschriebenen *Bathyoncus* zeigen Besonderheiten des Darmcanals. Andererseits steht wieder der *B. enderbyanus* in Bezug auf den Kiemenbau so isolirt da, dass ich, vorläufig wenigstens, diese Art abtrenne und als eine besondere Gattung im folgenden Abschnitt behandle. Wahrscheinlich werden auch die vier übrigen Species auf die Dauer in einer Gattung nicht vereinigt bleiben können.

Körper ungefähr eiförmig, zuweilen fast scheibenförmig comprimirt, mit dem hinteren Ventralende festsitzend; dieses entweder breit sohlenförmig ausgedehnt, oder in einen mässig langen, aber deutlich abgesetzten, nach hinten gerichteten Stiel auslaufend. Beide Körperöffnungen stets auf der oberen, freien Fläche gelegen, ziemlich weit voneinander entfernt, vierlappig oder nur ganz undeutlich gelappt. Aeussere Siphonen immer nur klein, zuweilen gar nicht nachweisbar. Aeusserer Cellulosemantel dünn, aber meist sehr fest und hart, knorpelartig oder lederartig. Mundtentakel gewöhnlich nur wenig zahlreich, selten bis über 30 Stück, stets alle einfach und unverzweigt. Cloakaltentakel nicht überall nachgewiesen, bei *B. Herdmani* sehr zahlreich, ungefähr 100, sehr fein und fadenförmig. Flimmergrube einfach becherförmig oder gefaltet, mit bogenförmiger Oeffnung. Dorsalfalte eine breite Membran mit glattem oder ein wenig wellenförmig gebogenem freiem Rande. Bei *B. Herdmani* steht die glatte Membran auf einem dicken, mit Querwülsten versehenen Längssaum. Kiemendarm glatt, ohne wahre Längsfalten, oder mit einem dorsalen Faltenpaar, oder mit nur einer einzigen wahren Längsfalte am linken Dorsalrand des Kiemensackes. Ueberdies nur „rudimentäre Falten", die gewöhnlich durch Gruppen von je drei, doch auch nur zwei oder durch mehrere innere Längsgefässe dargestellt werden. (Bei *B. Herdmani* ein wahres und drei rudimentäre Faltenpaare.) Die Quergefässe alle fast ganz gleichartig. (Bei *B. mirabilis* liegen zwischen diesen starken Quergefässen kurze Quergefässe zweiter Ordnung, die die

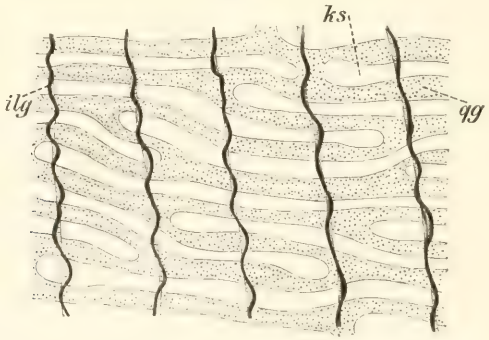
drei Längsgefässe miteinander verbinden.) . So werden nur rechtwinkelige und sehr grosse Kiemenspalten gebildet (wie bei *Culeolus*), und das primäre Gitterwerk der Kieme ist auf schmale Längs- und Querbalken beschränkt. (Ueber den abweichenden Kiemenbau von *B. enderbyanus* Michaelsen siehe die folgende Gattungsdiagnose.) Kalkspicula nur ausnahmsweise (*B. discoideus*) im Kiemendarm. Darmtractus eine einfache, von vorn nach hinten verlaufende Schleife, auf der linken Körperseite, nahe dem hinteren Dorsalrand des Körpers gelegen. Ohne hervortretenden Magenabschnitt (*B. mirabilis*), oder mit deutlichem, aber glattwandigem Magensack (*B. minutus*, *B. discoideus*) oder mit längsgefaltetem und mit Pylorusblindsack versehenem Magen (*B. Herdmani*). Jederseits eine Zwitterdrüse (bei *B. discoideus* scheinen jederseits mehrere kleine, getrennte polycarpähnliche Drüsen vorhanden zu sein). Bei *B. minutus* fand Herdman nur eine einzige weibliche Geschlechtsdrüse. Jederseits ein sehr grosses Endocarp nur bei *B. Herdmani* nachgewiesen.

Nur vier Species in je einem einzigen Exemplar beobachtet. Antarctisches Meer (46° und 63° s. Br.), Nordpacific (35° und 38° n. Br.). Ausschliesslich Bewohner der Tiefsee, zwischen 2900 und 5700 m Tiefe.

11. Gattung. *Bathystyeloides* nov. nom.

Unter dem Gattungsnamen *Bathystyeloides* führe ich hier die von Michaelsen als *Bathyoncus enderbyanus* beschriebene Monascidie an,

Fig. 212.



Stück aus der Kieme von *Bathystyeloides enderbyanus*, von innen gesehen. Circa $^{110}/_{1}$. (Nach Michaelsen.)
ilg = Innere Längsgefässe; *ks* = Kiemenspalten;
qg = Quergefässe.

die auf der deutschen Tiefsee-Expedition aus bedeutender Meerestiefe gehoben wurde. Im Besonderen ist der Bau des Kiemenkorbes so eigenartig, dass mir eine Zusammenstellung mit anderen Species einer bereits bekannten Gattung nicht gerechtfertigt erscheint.

Körper eiförmig, mit der hinteren Ventralseite breit festsitzend. Siphonen nur sehr klein, in weiter Entfernung voneinander gelegen.

Erklärung von Tafel XXXIX.

Ascidien.

Fig.

1. *Sigillina australis* Sav. (Nach Savigny.) $^1/_2$.
2. *Pharyngodictyon mirabile* Herd. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
3. Theil einer Colonie von *Psammaplidium retiforme* Herd. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
4. *Psammaplidium rude* Herd. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
5. *Synoicum turgens* Phipps. (Nach Giltsch u. Gottschaldt.) $^1/_1$.
6. *Coelocormus Huxleyi* Herd., seitlich gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
7. *Synstyela incrustans* (*Alloeocarpa incrustans*) Herd. (Nach Herdman.) Circa $^3/_4$.
8. *Goodsiria* (*Kükenthalia*) *borealis* Gottsch. (Nach Giltsch u. Gottschaldt.) $^1/_1$.
9. *Goodsiria placenta* (*Gynandrocarpa placenta*) Herd. (Nach Herdman.) $^1/_2$.
10. Kleine Colonie von *Chorizocormus reticulatus* (*Goodsiria* oder *Polyzoa reticulata*) Herd. (Nach Herdman.) $^1/_1$.

1.
2.
5.
6.
4.
9.
8.
7.
3.
10.

Erklärung von Tafel XL.

Hochnordische Ascidien.

Fig.

1. *Corellopsis pedunculata* Hartmeyer. $^{1}/_{1}$.
2. *Boltenia Thompsoni* Hartmeyer. $^{9}/_{8}$.
3. *Dendrodoa* (*Styela*) *aggregata* Rathke. $^{3}/_{4}$.
4. *Molgula retortiformis* Verrill, von links gesehen. $^{3}/_{2}$.
5. *Podoclavella* (*Clavelina*) *borealis* Savigny. $^{1}/_{2}$.
6. *Ciona intestinalis* var. *longissima* Hartmeyer. $^{1}/_{2}$.
7. *Molgula Römeri* Hartm. Circa $^{2}/_{1}$.
8. *Cynthia arctica* Hartm., von oben gesehen. $^{9}/_{8}$.
9. *Synoicum* (*Polyclinopsis*) *Haeckeli* Gottsch. $^{3}/_{4}$.
10. *Amaroucium pribilovense* Ritter. $^{3}/_{4}$.
11. *Distomum* (*Colella*) *Kükenthali* Gottsch. $^{1}/_{1}$.
12. *Leptoclinum roseum* Sars. $^{9}/_{8}$.
13. *Styela cylindriformis* Bonnevie. $^{1}/_{1}$.
14. *Styela* (*Dendrodoa*) *uniplicata* var. *minuta* Bonnevie. $^{1}/_{1}$.
15. *Polycarpa libera* Kiaer. $^{1}/_{1}$.
16. *Rhizomolgula Ritteri* Hartm. $^{2}/_{1}$.

Fig. 1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 10, 12 u. 16 nach Hartmeyer. Fig. 5 nach Savigny. Fig. 9 u. 11 nach Gottschaldt. Fig. 13 u. 14 nach Bonnevie. Fig. 15 nach Kiaer.

1.
e
i
2.
e
i
3.
4.
i
e
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.

In der **C. F. Winter**'schen Verlagshandlung in Leipzig ist erschienen:

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs.

In kompleten Bänden resp. Abteilungen:

Erster Band. **Protozoa.** Von Dr. **O. Bütschli**, Professor in Heidelberg. Kplt. in 3 Abtlgn. Abtlg. I. 30 Mk. — Abtlg. II. 25 Mk. — Abtlg. III. 45 Mk.

Zweiter Band. **Porifera.** Von Dr. **G. C. J. Vosmaer.** Mit 34 Tafeln (darunter 5 Doppeltafeln) und 53 Holzschnitten. Preis 25 Mark.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Von Dr. **H. Ludwig**, Professor in Bonn. Erstes Buch. **Die Seewalzen.** Mit 17 lithographierten Tafeln, sowie 25 Figuren und 12 Karten im Text. Preis 25 Mark.

Dritter Band. **Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth.** Prof. in Leipzig. Erste Abteilung. **Amphineura** u. **Scaphopoda.** Preis 32 Mk. 50 Pf.

Vierter Band. **Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** Abteilung I. a. Trematodes. Preis 47 Mk.
Abteilung I. b. Cestodes. Preis 50 Mark.

Fünfter Band. **Gliederfüssler** (Arthropoda). Erste Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Mit 50 lithogr. Taf. Preis 43 Mk. 50 Pf.

Sechster Band. II. Abteilung. **Wirbeltiere.** Amphibien. Von Dr. **C. K. Hoffmann**, Prof. in Leiden. Mit 53 lithogr. Tafeln (darunter 6 Doppeltafeln) und 13 Holzschn. Preis 36 Mk.

Sechster Band. III. Abteilung. **Reptilien.** Von Dr. **C. K. Hoffmann**, Professor in Leiden. Kplt. in 3 Unter-Abtlgn. I. 28 Mk. — II. 40 Mk. — III. 42 Mk.

Sechster Band. IV. Abteilung. **Vögel:** Aves. Von Dr. **Hans Gadow** in Cambridge. I. Anatomischer Teil. Mit 59 lithographierten Tafeln und mehreren Holzschnitten. Preis 63 Mark. II. Systematischer Teil. Preis 12 Mark.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Band I. 1. Hälfte. Preis 45 Mark. 2. Hälfte. Preis 48 Mark.

Ferner in Lieferungen à 1 Mark 50 Pf.:

Zweiter Band. II. Abteilung. **Coelenterata** (Hohltiere). Von Prof. Dr. **Carl Chun** und Prof. Dr. **L. Will.** Lfg. 1—21.
Anthozoa. Von Dr. **O. Carlgren** in Stockholm. Lfg. 1—3.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Begonnen von Dr. **H. Ludwig**, Prof. in Bonn. Fortgesetzt von Dr. **O. Hamann**, Prof. in Berlin. Zweites Buch. **Die Seesterne.** Drittes Buch. **Die Schlangensterne.** Viertes Buch. **Die Seeigel.** Lfg. 17—73.

Dritter Band. **Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth**, Prof. in Leipzig. Zweite Abteilung. Lfg. 22—89.

Dritter Band. Supplement. **Tunicata** (Manteltiere). Von Dr. **Osw. Seeliger**, Prof. in Rostock. Lfg. 1—72.

Vierter Band. **Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** **Turbellaria.** Bearbeitet von Prof. Dr. **L. v. Graff.** Lfg. 63—74.

Vierter Band. Supplement. **Nemertini** (Schnurwürmer). Von Dr. **O. Bürger**, Professor in Santiago. Lfg. 1—26.

Fünfter Band. **Gliederfüssler** (Arthropoda). Zweite Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Fortges. von Prof. Dr. **A. E. Ortmann** und Dr. **C. Verhoeff.** Lfg. 1—77.

Sechster Band. I. Abteilung. **Fische.** Von Dr. **E. Lönnberg**, Prof. in Stockholm. Lfg. 1—22.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **E. Göppert.** Lfg. 61—75.

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen

des

TIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

Dritter Band. Supplement.

Tunicata (Manteltiere).

Bearbeitet von

Dr. Osw. Seeliger,
Professor in Rostock.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

37., 38., 39. u. 40. Lieferung.

Leipzig.
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1903.

In der **C. F. Winter**'schen Verlagshandlung in Leipzig ist erschienen:

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs,

wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild.

In completen Bänden resp. Abtheilungen:

Erster Band. Protozoa. Von Dr. **O. Bütschli**, Professor in Heidelberg. Cplt. in 3 Abthlgn. Abthlg. I. 30 Mk. — Abthlg. II. 25 Mk. — Abthlg. III. 45 Mk.

Zweiter Band. Porifera. Von Dr. **G. C. J. Vosmaer.** Mit 34 Tafeln (darunter 5 Doppeltafeln) und 53 Holzschnitten. Preis 25 Mark.

Zweiter Band. III. Abtheilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Von Dr. **H. Ludwig**, Professor in Bonn. Erstes Buch. **Die Seewalzen.** Mit 17 lithographirten Tafeln, sowie 25 Figuren und 12 Karten im Text. Preis 25 Mark.

Dritter Band. Mollusca (Weichthiere). Von Dr. **H. Simroth**, Prof. in Leipzig. Erste Abtheilung. **Amphineura** u. **Scaphopoda.** Preis 32 Mk. 50 Pf.

Vierter Band. Würmer (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** Abtheilung I. a. Trematodes. Preis 47 Mk.

Vierter Band. Würmer (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** Abtheilung I. b. Cestodes. Preis 50 Mark.

Fünfter Band. Gliederfüssler (Arthropoda). Erste Abtheilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Mit 50 lithogr. Taf. Preis 43 Mk. 50 Pf.

Sechster Band. II. Abtheilung. **Wirbelthiere.** Amphibien. Von Dr. **C. K. Hoffmann**, Prof. in Leiden. Mit 53 lithogr. Tafeln (darunter 6 Doppeltafeln) und 13 Holzschn. Preis 36 Mk.

Sechster Band. III. Abtheilung. **Reptilien.** Von Dr. **C. K. Hoffmann**, Professor in Leiden. Cplt. in 3 Unter-Abthlgn. I. 28 Mk. — II. 40 Mk. — III. 42 Mk.

Sechster Band. IV. Abtheilung. **Vögel:** Aves. Von Dr. **Hans Gadow** in Cambridge. I. Anatomischer Theil. Mit 59 lithographirten Tafeln und mehreren Holzschnitten. Preis 63 Mark. II. Systematischer Theil. Preis 12 Mark.

Sechster Band. V. Abtheilung. **Säugethiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Band I. 1. Hälfte. Preis 45 Mark. 2. Hälfte. Preis 48 Mark.

Ferner in Lieferungen à 1 Mark 50 Pf.:

Zweiter Band. II. Abtheilung. **Coelenterata** (Hohlthiere). Von Prof. Dr. **Carl Chun** und Prof. Dr. **L. Will.** Lfg. 1—21.

Zweiter Band. III. Abtheilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Begonnen von Dr. **H. Ludwig**, Prof. in Bonn. Fortgesetzt von Dr. **O. Hamann**, Prof. in Berlin. Zweites Buch. **Die Seesterne.** Drittes Buch. **Die Schlangensterne.** Lfg. 17—48.

Dritter Band. Mollusca (Weichthiere). Von Dr. **H. Simroth**, Prof. in Leipzig. Zweite Abtheilung. Lfg. 22—61.

Dritter Band. Supplement. Tunicata (Manteltiere). Von Dr. **Osw. Seeliger**, Prof. in Rostock. Lfg. 1—36.

Vierter Band. Supplement. Nemertini (Schnurwürmer). Von Dr. **O. Bürger**, Professor in Santiago. Lfg. 1—17.

Fünfter Band. Gliederfüssler (Arthropoda). Zweite Abtheilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Fortges. von Prof. Dr. **A. E. Ortmann** und Dr. **C. Verhoeff.** Lfg. 1—65.

Sechster Band. I. Abtheilung. **Fische.** Von Dr. **E. Lönnberg**, Docent in Upsala. Lfg. 1—2.

Buchdruckerei d. Leipz. Tagebl. (E. Polz), Leipzig.

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen

des

TIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

Dritter Band. Supplement.

Tunicata (Manteltiere).

Bearbeitet von

Dr. Osw. Seeliger,
Professor in Rostock.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

41., 42. u. 43. Lieferung.

Leipzig.
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1903.

In der **C. F. Winter**'schen Verlagshandlung in Leipzig ist erschienen:

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs,

wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild.

In kompleten Bänden resp. Abteilungen:

Erster Band. Protozoa. Von Dr. **O. Bütschli,** Professor in Heidelberg. Kplt. in 3 Abtlgn. Abtlg. I. 30 Mk. — Abtlg. II. 25 Mk. — Abtlg. III. 45 Mk.

Zweiter Band. Porifera. Von Dr. **G. C. J. Vosmaer.** Mit 34 Tafeln (darunter 5 Doppeltafeln) und 53 Holzschnitten. Preis 25 Mark.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Von Dr. **H. Ludwig**, Professor in Bonn. Erstes Buch. **Die Seewalzen.** Mit 17 lithographierten Tafeln, sowie 25 Figuren und 12 Karten im Text. Preis 25 Mark.

Dritter Band. Mollusca (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth.** Prof. in Leipzig. Erste Abteilung. **Amphineura** u. **Scaphopoda.** Preis 32 Mk. 50 Pf.

Vierter Band. Würmer (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** Abteilung I. a. Trematodes. Preis 47 Mk.

Vierter Band. Würmer (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** Abteilung I. b. Cestodes. Preis 50 Mark.

Fünfter Band. Gliederfüssler (Arthropoda). Erste Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Mit 50 lithogr. Taf. Preis 43 Mk. 50 Pf.

Sechster Band. II. Abteilung. **Wirbeltiere.** Amphibien. Von Dr. **C. K. Hoffmann,** Prof. in Leiden. Mit 53 lithogr. Tafeln (darunter 6 Doppeltafeln) und 13 Holzschn. Preis 36 Mk.

Sechster Band. III. Abteilung. **Reptilien.** Von Dr. **C. K. Hoffmann**, Professor in Leiden. Kplt. in 3 Unter-Abtlgn. I. 28 Mk. — II. 40 Mk. — III. 42 Mk.

Sechster Band. IV. Abteilung. **Vögel:** Aves. Von Dr. **Hans Gadow** in Cambridge. I. Anatomischer Teil. Mit 59 lithographierten Tafeln und mehreren Holzschnitten. Preis 63 Mark. II. Systematischer Teil. Preis 12 Mark.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Band I. 1. Hälfte. Preis 45 Mark. 2. Hälfte. Preis 48 Mark.

Ferner in Lieferungen à 1 Mark 50 Pf.:

Zweiter Band. II. Abteilung. **Coelenterata** (Hohltiere). Von Prof. Dr. **Carl Chun** und Prof. Dr. **L. Will.** Lfg. 1—21.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Begonnen von Dr. **H. Ludwig**, Prof. in Bonn. Fortgesetzt von Dr. **O. Hamann**, Prof. in Berlin. Zweites Buch. **Die Seesterne.** Drittes Buch. **Die Schlangensterne.** Lfg. 17—61.

Dritter Band. Mollusca (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth,** Prof. in Leipzig. Zweite Abteilung. Lfg. 22—65.

Dritter Band. Supplement. Tunicata (Manteltiere). Von Dr. **Osw. Seeliger,** Prof. in Rostock. Lfg. 1—40.

Vierter Band. Supplement. Nemertini (Schnurwürmer). Von Dr. **O. Bürger,** Professor in Santiago. Lfg. 1—22.

Fünfter Band. Gliederfüssler (Arthropoda). Zweite Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Fortges. von Prof. Dr. **A. E. Ortmann** und Dr. **C. Verhoeff.** Lfg. 1—65.

Sechster Band. I. Abteilung. **Fische.** Von Dr. **E. Lönnberg,** Dozent in Upsala. Lfg. 1—12.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Lfg. 61—64.

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen

des

TIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

Dritter Band. Supplement.

Tunicata (Manteltiere).

Bearbeitet von

Dr. Osw. Seeliger,
Professor in Rostock.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

44., 45., 46. u. 47. Lieferung.

Leipzig.
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1904.

In der **C. F. Winter**'schen Verlagshandlung in Leipzig ist erschienen:

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs,

wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild.

In kompleten Bänden resp. Abteilungen:

Erster Band. Protozoa. Von Dr. **O. Bütschli**, Professor in Heidelberg. Kplt. in 3 Abtlgn. Abtlg. I. 30 Mk. — Abtlg. II. 25 Mk. — Abtlg. III. 45 Mk.

Zweiter Band. Porifera. Von Dr. **G. C. J. Vosmaer.** Mit 34 Tafeln (darunter 5 Doppeltafeln) und 53 Holzschnitten. Preis 25 Mark.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Von Dr. **H. Ludwig**, Professor in Bonn. Erstes Buch. **Die Seewalzen.** Mit 17 lithographierten Tafeln, sowie 25 Figuren und 12 Karten im Text. Preis 25 Mark.

Dritter Band. Mollusca (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth**, Prof. in Leipzig. Erste Abteilung. **Amphineura** u. **Scaphopoda.** Preis 32 Mk. 50 Pf.

Vierter Band. Würmer (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** Abteilung I. a. Trematodes. Preis 47 Mk.

Vierter Band. Würmer (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** Abteilung I. b. Cestodes. Preis 50 Mark.

Fünfter Band. Gliederfüssler (Arthropoda). Erste Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Mit 50 lithogr. Taf. Preis 43 Mk. 50 Pf.

Sechster Band. II. Abteilung. **Wirbeltiere.** Amphibien. Von Dr. **C. K. Hoffmann**, Prof. in Leiden. Mit 53 lithogr. Tafeln (darunter 6 Doppeltafeln) und 13 Holzschn. Preis 36 Mk.

Sechster Band. III. Abteilung. **Reptilien.** Von Dr. **C. K. Hoffmann**, Professor in Leiden. Kplt. in 3 Unter-Abtlgn. I. 28 Mk. — II. 40 Mk. — III. 42 Mk.

Sechster Band. IV. Abteilung. **Vögel:** Aves. Von Dr. **Hans Gadow** in Cambridge. I. Anatomischer Teil. Mit 59 lithographierten Tafeln und mehreren Holzschnitten. Preis 63 Mark. II. Systematischer Teil. Preis 12 Mark.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Band I. 1. Hälfte. Preis 45 Mark. 2. Hälfte. Preis 48 Mark.

Ferner in Lieferungen à 1 Mark 50 Pf.:

Zweiter Band. II. Abteilung. **Coelenterata** (Hohltiere). Von Prof. Dr. **Carl Chun** und Prof. Dr. **L. Will.** Lfg. 1—21.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Begonnen von Dr. **H. Ludwig**, Prof. in Bonn. Fortgesetzt von Dr. **O. Hamann**, Prof. in Berlin. Zweites Buch. **Die Seesterne.** Drittes Buch. **Die Schlangensterne.** Lfg. 17—61.

Dritter Band. Mollusca (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth**, Prof. in Leipzig. Zweite Abteilung. Lfg. 22—65.

Dritter Band. Supplement. Tunicata (Manteltiere). Von Dr. **Osw. Seeliger**, Prof. in Rostock. Lfg. 1—43.

Vierter Band. Supplement. Nemertini (Schnurwürmer). Von Dr. **O. Bürger**, Professor in Santiago. Lfg. 1—22.

Fünfter Band. Gliederfüssler (Arthropoda). Zweite Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Fortges. von Prof. Dr. **A. E. Ortmann** und Dr. **C. Verhoeff.** Lfg. 1—65.

Sechster Band. I. Abteilung. **Fische.** Von Dr. **E. Lönnberg**, Dozent in Upsala. Lfg. 1—12.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Lfg. 61—64.

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen

des

TIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

Dritter Band. Supplement.

Tunicata (Manteltiere).

Bearbeitet von

Dr. Osw. Seeliger,
Professor in Rostock.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

48., 49., 50., 51. u. 52. Lieferung.

Leipzig.
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1904.

In der **C. F. Winter**'schen Verlagshandlung in Leipzig ist erschienen:

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs,

wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild.

In kompleten Bänden resp. Abteilungen:

Erster Band. **Protozoa.** Von Dr. **O. Bütschli,** Professor in Heidelberg. Kplt. in 3 Abtlgn. Abtlg. I. 30 Mk. — Abtlg. II. 25 Mk. — Abtlg. III. 45 Mk.

Zweiter Band. **Porifera.** Von Dr. **G. C. J. Vosmaer.** Mit 34 Tafeln (darunter 5 Doppeltafeln) und 53 Holzschnitten. Preis 25 Mark.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Von Dr. **H. Ludwig,** Professor in Bonn. Erstes Buch. **Die Seewalzen.** Mit 17 lithographierten Tafeln, sowie 25 Figuren und 12 Karten im Text. Preis 25 Mark.

Dritter Band. **Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth.** Prof. in Leipzig. Erste Abteilung. **Amphineura** u. **Scaphopoda.** Preis 32 Mk. 50 Pf.

Vierter Band. **Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** Abteilung I. a. Trematodes. Preis 47 Mk.

Vierter Band. **Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** Abteilung I. b. Cestodes. Preis 50 Mark.

Fünfter Band. **Gliederfüssler** (Arthropoda). Erste Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Mit 50 lithogr. Taf. Preis 43 Mk. 50 Pf.

Sechster Band. II. Abteilung. **Wirbeltiere.** Amphibien. Von Dr. **C. K. Hoffmann,** Prof. in Leiden. Mit 53 lithogr. Tafeln (darunter 6 Doppeltafeln) und 13 Holzschn. Preis 36 Mk.

Sechster Band. III. Abteilung. **Reptilien.** Von Dr. **C. K. Hoffmann,** Professor in Leiden. Kplt. in 3 Unter-Abtlgn. I. 28 Mk. — II. 40 Mk. — III. 42 Mk.

Sechster Band. IV. Abteilung. **Vögel:** Aves. Von Dr. **Hans Gadow** in Cambridge. I. Anatomischer Teil. Mit 59 lithographierten Tafeln und mehreren Holzschnitten. Preis 63 Mark. II. Systematischer Teil. Preis 12 Mark.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Band I. 1. Hälfte. Preis 45 Mark. 2. Hälfte. Preis 48 Mark.

Ferner in Lieferungen à 1 Mark 50 Pf.:

Zweiter Band. II. Abteilung. **Coelenterata** (Hohltiere). Von Prof. Dr. **Carl Chun** und Prof. Dr. **L. Will.** Lfg. 1—21.
Anthozoa. Von Dr. **O. Carlgren** in Stockholm. Lfg. 1.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Begonnen von Dr. **H. Ludwig,** Prof. in Bonn. Fortgesetzt von Dr. **O. Hamann,** Prof. in Berlin. Zweites Buch. **Die Seesterne.** Drittes Buch. **Die Schlangensterne.** Lfg. 17—66.

Dritter Band. **Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth,** Prof. in Leipzig. Zweite Abteilung. Lfg. 22—65.

Dritter Band. **Supplement.** **Tunicata** (Manteltiere). Von Dr. **Osw. Seeliger,** Prof. in Rostock. Lfg. 1—47.

Vierter Band. **Supplement.** **Nemertini** (Schnurwürmer). Von Dr. **O. Bürger,** Professor in Santiago. Lfg. 1—22.

Fünfter Band. **Gliederfüssler** (Arthropoda). Zweite Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Fortges. von Prof. Dr. **A. E. Ortmann** und Dr. **C. Verhoeff.** Lfg. 1—71.

Sechster Band. I. Abteilung. **Fische.** Von Dr. **E. Lönnberg,** Prof. in Stockholm. Lfg. 1—15.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Lfg. 61—64.

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen

des

TIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

Dritter Band. Supplement.

Tunicata (Manteltiere).

Bearbeitet von

Dr. Osw. Seeliger,

Professor in Rostock.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

53., 54., 55., 56., 57. u. 58. Lieferung.

Leipzig.

C. F. Winter'sche Verlagshandlung.

1905.

In der **C. F. Winter**'schen Verlagshandlung in Leipzig ist erschienen:

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs,

wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild.

In kompleten Bänden resp. Abteilungen:

Erster Band. **Protozoa.** Von Dr. **O. Bütschli,** Professor in Heidelberg. Kplt. in 3 Abtlgn. Abtlg. I. 30 Mk. — Abtlg. II. 25 Mk. — Abtlg. III. 45 Mk.

Zweiter Band. **Porifera.** Von Dr. **G. C. J. Vosmaer.** Mit 34 Tafeln (darunter 5 Doppeltafeln) und 53 Holzschnitten. Preis 25 Mark.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Von Dr. **H. Ludwig**, Professor in Bonn. Erstes Buch. **Die Seewalzen.** Mit 17 lithographierten Tafeln, sowie 25 Figuren und 12 Karten im Text. Preis 25 Mark.

Dritter Band. **Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth,** Prof. in Leipzig. Erste Abteilung. **Amphineura** u. **Scaphopoda.** Preis 32 Mk. 50 Pf.

Vierter Band. **Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** Abteilung I. a. Trematodes. Preis 47 Mk.

Vierter Band. **Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** Abteilung I. b. Cestodes. Preis 50 Mark.

Fünfter Band. **Gliederfüssler** (Arthropoda). Erste Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Mit 50 lithogr. Taf. Preis 43 Mk. 50 Pf.

Sechster Band. II. Abteilung. **Wirbeltiere.** Amphibien. Von Dr. **C. K. Hoffmann,** Prof. in Leiden. Mit 53 lithogr. Tafeln (darunter 6 Doppeltafeln) und 13 Holzschn. Preis 36 Mk.

Sechster Band. III. Abteilung. **Reptilien.** Von Dr. **C. K. Hoffmann**, Professor in Leiden. Kplt. in 3 Unter-Abtlgn. I. 28 Mk. — II. 40 Mk. — III. 42 Mk.

Sechster Band. IV. Abteilung. **Vögel:** Aves. Von Dr. **Hans Gadow** in Cambridge. I. Anatomischer Teil. Mit 59 lithographierten Tafeln und mehreren Holzschnitten. Preis 63 Mark. II. Systematischer Teil. Preis 12 Mark.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Band I. 1. Hälfte. Preis 45 Mark. 2. Hälfte. Preis 48 Mark.

Ferner in Lieferungen à 1 Mark 50 Pf.:

Zweiter Band. II. Abteilung. **Coelenterata** (Hohltiere). Von Prof. Dr. **Carl Chun** und Prof. Dr. **L. Will.** Lfg. 1—21. **Anthozoa.** Von Dr. **O. Carlgren** in Stockholm. Lfg. 1.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Begonnen von Dr. **H. Ludwig**, Prof. in Bonn. Fortgesetzt von Dr. **O. Hamann**, Prof. in Berlin. Zweites Buch. **Die Seesterne.** Drittes Buch. **Die Schlangensterne.** Lfg. 17—66.

Dritter Band. **Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth,** Prof. in Leipzig. Zweite Abteilung. Lfg. 22—74.

Dritter Band. **Supplement.** **Tunicata** (Manteltiere). Von Dr. **Osw. Seeliger,** Prof. in Rostock. Lfg. 1—52.

Vierter Band. **Supplement.** **Nemertini** (Schnurwürmer). Von Dr. **O. Bürger,** Professor in Santiago. Lfg. 1—22.

Fünfter Band. **Gliederfüssler** (Arthropoda). Zweite Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Fortges. von Prof. Dr. **A. E. Ortmann** und Dr. **C. Verhoeff.** Lfg. 1—71.

Sechster Band. I. Abteilung. **Fische.** Von Dr. **E. Lönnberg,** Prof. in Stockholm. Lfg. 1—15.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Lfg. 61—64.

Dr. H. G. BRONN'S

Klassen und Ordnungen

des

TIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

Dritter Band. Supplement.

Tunicata (Manteltiere).

Bearbeitet von

Dr. Osw. Seeliger,

Professor in Rostock.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

59., 60., 61. u. 62. Lieferung.

Leipzig.

C. F. Winter'sche Verlagshandlung.

1905.

In der **C. F. Winter**'schen Verlagshandlung in Leipzig ist erschienen:

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs.

In kompleten Bänden resp. Abteilungen:

Erster Band. **Protozoa.** Von Dr. **O. Bütschli,** Professor in Heidelberg. Kplt. in 3 Abtlgn. Abtlg. I. 30 Mk. — Abtlg. II. 25 Mk. — Abtlg. III. 45 Mk.

Zweiter Band. **Porifera.** Von Dr. **G. C. J. Vosmaer.** Mit 34 Tafeln (darunter 5 Doppeltafeln) und 53 Holzschnitten. Preis 25 Mark.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Von Dr. **H. Ludwig,** Professor in Bonn. Erstes Buch. **Die Seewalzen.** Mit 17 lithographierten Tafeln, sowie 25 Figuren und 12 Karten im Text. Preis 25 Mark.

Dritter Band. **Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth.** Prof. in Leipzig. Erste Abteilung. **Amphineura** u. **Scaphopoda.** Preis 32 Mk. 50 Pf.

Vierter Band. **Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** Abteilung I. a. Trematodes. Preis 47 Mk.
Abteilung I. b. Cestodes. Preis 50 Mark.

Fünfter Band. **Gliederfüssler** (Arthropoda). Erste Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Mit 50 lithogr. Taf. Preis 43 Mk. 50 Pf.

Sechster Band. II. Abteilung. **Wirbeltiere.** Amphibien. Von Dr. **C. K. Hoffmann.** Prof. in Leiden. Mit 53 lithogr. Tafeln (darunter 6 Doppeltafeln) und 13 Holzschn. Preis 36 Mk.

Sechster Band. III. Abteilung. **Reptilien.** Von Dr. **C. K. Hoffmann,** Professor in Leiden. Kplt. in 3 Unter-Abtlgn. I. 28 Mk. — II. 40 Mk. — III. 42 Mk.

Sechster Band. IV. Abteilung. **Vögel:** Aves. Von Dr. **Hans Gadow** in Cambridge. I. Anatomischer Teil. Mit 59 lithographierten Tafeln und mehreren Holzschnitten. Preis 63 Mark. II. Systematischer Teil. Preis 12 Mark.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Band I. 1. Hälfte. Preis 45 Mark. 2. Hälfte. Preis 48 Mark.

Ferner in Lieferungen à 1 Mark 50 Pf.:

Zweiter Band. II. Abteilung. **Coelenterata** (Hohltiere). Von Prof. Dr. **Carl Chun** und Prof. Dr. **L. Will.** Lfg. 1—21.
Anthozoa. Von Dr. **O. Carlgren** in Stockholm. Lfg. 1.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Begonnen von Dr. **H. Ludwig,** Prof. in Bonn. Fortgesetzt von Dr. **O. Hamann,** Prof. in Berlin. Zweites Buch. **Die Seesterne.** Drittes Buch. **Die Schlangensterne.** Viertes Buch. **Die Seeigel.** Lfg. 17—70.

Dritter Band. **Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth,** Prof. in Leipzig. Zweite Abteilung. Lfg. 22—74.

Dritter Band. Supplement. **Tunicata** (Manteltiere). Von Dr. **Osw. Seeliger,** Prof. in Rostock. Lfg. 1—58.

Vierter Band. **Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** **Turbellaria.** Bearbeitet von Prof. Dr. **L. v. Graff.** Lfg. 63—67.

Vierter Band. Supplement. **Nemertini** (Schnurwürmer). Von Dr. **O. Bürger,** Professor in Santiago. Lfg. 1—22.

Fünfter Band. **Gliederfüssler** (Arthropoda). Zweite Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Fortges. von Prof. Dr. **A. E. Ortmann** und Dr. **C. Verhoeff.** Lfg. 1—71.

Sechster Band. I. Abteilung. **Fische.** Von Dr. **E. Lönnberg,** Prof. in Stockholm. Lfg. 1—15.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. C. G. Giebel. Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Lfg. 61—64.

Dr. H. G. BRONN'S

Klassen und Ordnungen

des

TIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

Dritter Band. Supplement.

Tunicata (Manteltiere).

Bearbeitet von

Dr. Osw. Seeliger,

Professor in Rostock.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

63., 64., 65., 66. u. 67. Lieferung.

Leipzig.

C. F. Winter'sche Verlagshandlung.

1905.

In der **C. F. Winter**'schen Verlagshandlung in Leipzig ist erschienen:

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs.

In kompleten Bänden resp. Abteilungen:

Erster Band. Protozoa. Von Dr. **O. Bütschli,** Professor in Heidelberg. Kplt. in 3 Abtlgn. Abtlg. I. 30 Mk. — Abtlg. II. 25 Mk. — Abtlg. III. 45 Mk.

Zweiter Band. Porifera. Von Dr. **G. C. J. Vosmaer.** Mit 34 Tafeln (darunter 5 Doppeltafeln) und 53 Holzschnitten. Preis 25 Mark.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Von Dr. **H. Ludwig,** Professor in Bonn. Erstes Buch. **Die Seewalzen.** Mit 17 lithographierten Tafeln, sowie 25 Figuren und 12 Karten im Text. Preis 25 Mark.

Dritter Band. Mollusca (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth,** Prof. in Leipzig. Erste Abteilung. **Amphineura** u. **Scaphopoda.** Preis 32 Mk. 50 Pf.

Vierter Band. Würmer (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** Abteilung I. a. Trematodes. Preis 47 Mk.
Abteilung I. b. Cestodes. Preis 50 Mark.

Fünfter Band. Gliederfüssler (Arthropoda). Erste Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker,** Mit 50 lithogr. Taf. Preis 43 Mk. 50 Pf.

Sechster Band. II. Abteilung. **Wirbeltiere.** Amphibien. Von Dr. **C. K. Hoffmann,** Prof. in Leiden. Mit 53 lithogr. Tafeln (darunter 6 Doppeltafeln) und 13 Holzschn. Preis 36 Mk.

Sechster Band. III. Abteilung. **Reptilien.** Von Dr. **C. K. Hoffmann,** Professor in Leiden. Kplt. in 3 Unter-Abtlgn. I. 28 Mk. — II. 40 Mk. — III. 42 Mk.

Sechster Band. IV. Abteilung. **Vögel:** Aves. Von Dr. **Hans Gadow** in Cambridge. I. Anatomischer Teil. Mit 59 lithographierten Tafeln und mehreren Holzschnitten. Preis 63 Mark. II. Systematischer Teil. Preis 12 Mark.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Band I. 1. Hälfte. Preis 45 Mark. 2. Hälfte. Preis 48 Mark.

Ferner in Lieferungen à 1 Mark 50 Pf.:

Zweiter Band. II. Abteilung. **Coelenterata** (Hohltiere). Von Prof. Dr. **Carl Chun** und Prof. Dr. **L. Will.** Lfg. 1—21.
Anthozoa. Von Dr. **O. Carlgren** in Stockholm. Lfg. 1.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Begonnen von Dr. **H. Ludwig,** Prof. in Bonn. Fortgesetzt von Dr. **O. Hamann,** Prof. in Berlin. Zweites Buch. **Die Seesterne.** Drittes Buch. **Die Schlangensterne.** Viertes Buch. **Die Seeigel.** Lfg. 17—70.

Dritter Band. Mollusca (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth,** Prof. in Leipzig. Zweite Abteilung. Lfg. 22—74.

Dritter Band. Supplement. Tunicata (Manteltiere). Von Dr. **Osw. Seeliger,** Prof. in Rostock. Lfg. 1—62.

Vierter Band. Würmer (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** **Turbellaria.** Bearbeitet von Prof. Dr. **L. v. Graff.** Lfg. 63—74.

Vierter Band. Supplement. Nemertini (Schnurwürmer). Von Dr. **O. Bürger,** Professor in Santiago. Lfg. 1—22.

Fünfter Band. Gliederfüssler (Arthropoda). Zweite Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Fortges. von Prof. Dr. **A. E. Ortmann** und Dr. **C. Verhoeff.** Lfg. 1—74.

Sechster Band. I. Abteilung. **Fische.** Von Dr. **E. Lönnberg,** Prof. in Stockholm. Lfg. 1—15.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **E. Göppert.** Lfg. 61—70.

Dr. H. G. BRONN'S

Klassen und Ordnungen

des

TIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

Dritter Band. Supplement.

Tunicata (Manteltiere).

Bearbeitet von

Dr. Osw. Seeliger,

Professor in Rostock.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

68., 69., 70., 71. u. 72. Lieferung.

Leipzig.

C. F. Winter'sche Verlagshandlung.

1907.

In der **C. F. Winter**'schen Verlagshandlung in Leipzig ist erschienen:

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs.

In kompleten Bänden resp. Abteilungen:

Erster Band. **Protozoa.** Von Dr. **O. Bütschli**, Professor in Heidelberg. Kplt. in 3 Abtlgn. Abtlg. I. 30 Mk. — Abtlg. II. 25 Mk. — Abtlg. III. 45 Mk.

Zweiter Band. **Porifera.** Von Dr. **G. C. J. Vosmaer.** Mit 34 Tafeln (darunter 5 Doppeltafeln) und 53 Holzschnitten. Preis 25 Mark.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Von Dr. **H. Ludwig**, Professor in Bonn. Erstes Buch. **Die Seewalzen.** Mit 17 lithographierten Tafeln, sowie 25 Figuren und 12 Karten im Text. Preis 25 Mark.

Dritter Band. **Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth**, Prof. in Leipzig. Erste Abteilung. **Amphineura** u. **Scaphopoda.** Preis 32 Mk. 50 Pf.

Vierter Band. **Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** Abteilung I. a. Trematodes. Preis 47 Mk.
Abteilung I. b. Cestodes. Preis 50 Mark.

Fünfter Band. **Gliederfüssler** (Arthropoda). Erste Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Mit 50 lithogr. Taf. Preis 43 Mk. 50 Pf.

Sechster Band. II. Abteilung. **Wirbeltiere.** Amphibien. Von Dr. **C. K. Hoffmann**, Prof. in Leiden. Mit 53 lithogr. Tafeln (darunter 6 Doppeltafeln) und 13 Holzschn. Preis 36 Mk.

Sechster Band. III. Abteilung. **Reptilien.** Von Dr. **C. K. Hoffmann**, Professor in Leiden. Kplt. in 3 Unter-Abtlgn. I. 28 Mk. — II. 40 Mk. — III. 42 Mk.

Sechster Band. IV. Abteilung. **Vögel:** Aves. Von Dr. **Hans Gadow** in Cambridge. I. Anatomischer Teil. Mit 59 lithographierten Tafeln und mehreren Holzschnitten. Preis 63 Mark. II. Systematischer Teil. Preis 12 Mark.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Band I. 1. Hälfte. Preis 45 Mark. 2. Hälfte. Preis 48 Mark.

Ferner in Lieferungen à 1 Mark 50 Pf.:

Zweiter Band. II. Abteilung. **Coelenterata** (Hohltiere). Von Prof. Dr. **Carl Chun** und Prof. Dr. **L. Will.** Lfg. 1—21.
Anthozoa. Von Dr. **O. Carlgren** in Stockholm. Lfg. 1.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Begonnen von Dr. **H. Ludwig**, Prof. in Bonn. Fortgesetzt von Dr. **O. Hamann**, Prof. in Berlin. Zweites Buch. **Die Seesterne.** Drittes Buch. **Die Schlangensterne.** Viertes Buch. **Die Seeigel.** Lfg. 17—70.

Dritter Band. **Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth**, Prof. in Leipzig. Zweite Abteilung. Lfg. 22—79.

Dritter Band. Supplement. **Tunicata** (Manteltiere). Von Dr. **Osw. Seeliger**, Prof. in Rostock. Lfg. 1—67.

Vierter Band. **Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** **Turbellaria.** Bearbeitet von Prof. Dr. **L. v. Graff.** Lfg. 63—74.

Vierter Band. Supplement. **Nemertini** (Schnurwürmer). Von Dr. **O. Bürger**, Professor in Santiago. Lfg. 1—22.

Fünfter Band. **Gliederfüssler** (Arthropoda). Zweite Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Fortges. von Prof. Dr. **A. E. Ortmann** und Dr. **C. Verhoeff.** Lfg. 1—74.

Sechster Band. I. Abteilung. **Fische.** Von Dr. **E. Lönnberg**, Prof. in Stockholm. Lfg. 1—20.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. C. G. Giebel. Fortgesetzt von Prof. Dr. **E. Göppert.** Lfg. 61—70.